ISSN 0181-156

CRYPTOGAMIE

ALGOLOGIE

TOME 8 Fascicule 4 1987

LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12, RUE BUFFON, 75005 PARIS



PUBLICATION TRIMESTRIELLE

Novembre 19

MANUSCRITS

Les recommandations aux auteurs sont publiées dans le premier fascicule de chaque tome. Les auteurs sont priés d'adresser leurs manuscrits (en trois exemplaires) au Directeur-Rédacteur de *Cryptogamie, Algologie*, Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12 rue Buffon, 75005 Paris.

Les tirages à part et les illustrations sont à la charge des auteurs.

ABONNEMENTS A CRYPTOGAMIE
Tome 9, 1988

CRYPTOGAMIE comprend trois sections : ALGOLOGIE, BRYOLOGIE-LICHÉNOLOGIE, MYCOLOGIE.

Abonnement à 1 section :

France	(HT 305 F)	317,20 F
Étranger	HT	335,00 F

Abonnement aux 3 sections :

France	(HT 870 F)	904,80 F
Étranger	HT	950,00 F

Prière de bien vouloir envoyer le montant par chèque bancaire ou par chèque postal libellé à l'ordre de : CRYPTOGAMIE, Algologie, et adressé à :

CRYPTOGAMIE, Algologie
Laboratoire de Cryptogamie
12, rue Buffon, 75005 Paris
C.C.P. : Paris 14 522 31 T

Cryptogamie, Algologie est indexé par *Aquatic Sciences Fisheries Abstracts Part 1, Biological Abstracts, Chemical Abstracts, Current Contents, Marine Science Contents Tables (F.A.O.)*, Publications bibliographiques du CDST (Pascal).

CRYPTOGAMIE
ALGOLOGIE

TOME 8 Fascicule 4 1987

Anciennement REVUE ALGOLOGIQUE
Fondée en 1922 par P. ALLORGE et G. HAMEL
Directeur-Rédacteur : P. BOURRELLY
Éditeur : A.D.A.C.

SOMMAIRE

Ouvrage publié avec le concours du Muséum National d'Histoire Naturelle



CRYPTOGAMIE, ALGOLOGIE

Tome 8 Fascicule 4 1987

CONTENTS

UN NUEVO TAXON DEL GENERO *CHROMULINA* : *C. NEVADENSIS* P.M. SANCHEZ SP. NOV.

Pedro M. SANCHEZ-CASTILLO*

RESUMEN. — En este trabajo se describe una especie nueva del género *Chromulina* : *C. nevadensis* P.M. Sánchez, procedente de tres lagunas oligotróficas de Sierra Nevada (Granada, España). Los principales caracteres distintivos de este taxon son : forma elipsoidal-ovoidea; presencia de dos cloroplastos parietales con pirenoides; ausencia de estigma; y flagelo de gran longitud, de dos a tres veces la de la célula.

También se discute su relación con otros táxones próximos, fundamentalmente con *C. pyrenoidosa* Ettl y *C. bicocca* Schiller, siendo claros sus caracteres diferenciales.

PALABRAS CLAVE : *Chromulina*, taxonomía, fitoplancton de alta montaña.

RÉSUMÉ. — Une espèce nouvelle du genre *Chromulina*, *C. nevadensis* P.M. Sanchez, provenant de trois lagunes oligotrophiques de la Sierra Nevada (Granada, Espagne), est décrite. Les principaux caractères distinctifs de ce taxon sont : forme ellipsoïde-ovoïde; présence de deux chloroplastes pariétaux avec pyrénoïdes; absence de stigma; flagelle de grande dimension, de deux à trois fois la longueur de la cellule. Cette espèce est comparée à d'autres taxons proches, en particulier à *C. pyrenoidosa* Ettl et *C. bicocca* Schiller qui présentent des caractères sensiblement différents. (traduit par la rédaction).

SUMMARY. — In this study a new species of the genus *Chromulina* is described : *C. nevadensis* P.M. Sanchez, from three oligotrophic ponds in the Sierra Nevada (Granada, Spain). The principal distinctive characteristics of this taxon are : the elliptical-ovoid shape; two parietal chloroplasts with pyrenoids; stigma absent; and a long flagellum two or three times the length of the cell.

It is compared with other closely related taxa, specially *C. pyrenoidosa* Ettl and *C. bicocca* Schiller, which have slightly different characteristics.

KEY WORDS : *Chromulina*, taxonomy, high mountain phytoplankton.

INTRODUCCION

El género *Chromulina* Cienk. comprende un gran número de especies dulceacuícolas morfológicamente muy sencillas, monoflageladas, con periplasto liso

* Departamento de Biología Vegetal. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. 18001 Granada. España.

o en ocasiones verrucoso, y por lo general de pequeño tamaño. Estos caracteres han hecho que éste sea un género tradicionalmente muy poco estudiado, siendo muy escasos los autores que se han ocupado del él, entre los que se pueden destacar a BOURRELLY (1957), ETTL (1968, 1970, 1978), SKUJA (1948, 1964) y STARMACH (1968, 1985), mientras que el conocimiento de otros táxones de esta división, como los pertenecientes a las familias Synuraceae y Ochromonadaceae, entre otras, es mucho mayor, debido sobre todo a que estos últimos presentan mayores dimensiones celulares y unas lóricas claramente definidas.

En España, un pais pobre en grandes lagos, muy pocos autores se han ocupado de los estudios algológicos, siendo el género *Chromulina* uno de los menos conocidos. En las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada, MARTINEZ (1977, 1980) cita la presencia de los especies de *Chromulina* de la laguna de La Caldera: *C. mikroplankton* Pascher y *C. rosanoffii* (Wor.) Bütsch. En tres lagunas de este sistema montañoso hemos encontrado un taxon de este mismo género, que según muestras observaciones, corroboradas por la opinión del Prof. BOURRELLY (com. pers.), describimos como nuevo en este trabajo.

RESULTADOS

Chromulina nevadensis P.M. Sánchez, sp. nov.

Diagnosis. — *Cellula paulo metabolica, ellipsoidea vel ovoidea; fronte truncata vel rotundata. Flagellum (1.5-) 2-3 plo cellulae longius. Periplastus laevis. Chromatophora bina lateralia, in lateribus opposita, fere totam cellulae perispheriam occupantia, cum pyrenoidibus; stigmate nullo. Vacuola 2 aut 3 in apice. Cellulae (6-) 7-8 (-9) µm longae, 4-5 µm latae.*

Habitatio in lacus Aguas Verdes, Sierra Nevada (Granada, Espana), libere natans.

Holotypus asservatus in Ficoteca Facultatis Scientiarum granatensis (reg. 1452). Iconotypus figura nostra 1A.

Descripción. — Células poco metabólicas, de forma elipsoidal a ovoidea, presentando generalmente el máximo grosor en el centro, aunque en algunos individuos es el tercio basal de la célula el de mayor diámetro. Periplasto liso, ápice desde truncado a convexo, donde se inserta el flagelo que presenta siempre mayor longitud que la célula, de (1.5-) 2-3 veces mas largo. Aparato plastidial formado por dos cloroplastos parietales que ocupan casi toda la longitud de la célula, observándose en cada uno de ellos un grueso pirenoide, de localización central o basal, que en ocasiones produce abultamientos en el contorno celular. En el ápice de la célula, junto a la zona de inserción del flagelo, se observan de 1 a 3 pequeñas vacuolas, mientras que en el tercio superior se sitúan de 2 a 4 vacuolas de mayor tamaño que las apicales. No se ha observado estigma. Dimensiones : (6-) 7-8 (-9) µm de longitud y de 4-5 µm de grosor. En las muestras estudiadas no se han observado estados ameboides ni formación de estatosporas.

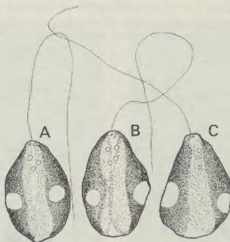


Figura 1. — A-C Variabilidad morfológica observada en *Chromulina nevadensis*.

La figura 1 representa las diferentes variaciones morfológicas observadas en este taxon, mientras que la figura 2 muestra el aspecto de dos individuos teñidos con lugol.

Distribución. — Este taxon ha sido localizado en las comunidades fitoplanctónicas de tres lagunas de alta montaña del macizo de Sierra Nevada : Aguas Verdes, Virgen Media y Virgen Superior, situadas entre los 2.800 y los 3.000 metros de altitud.

Características del medio. — Estas lagunas presentan cubetas someras, no superando los dos metros de profundidad. Ofrecen un periodo libre de hielo que oscila entre los 5 y 6 meses a lo largo del año, por lo que estan sometidas a un régimen térmico muy estricto que va a regular de forma muy marcada las poblaciones algales; los valores medios de temperatura, durante la época libre de hielo, oscilan entre los 7 y 11°C en las tres lagunas. De los datos ofrecidos por SANCHEZ-CASTILLO (1986) se pueden considerar estas tres masas de agua como medios oligotróficos, en los que especies como *Meridion circulare* (Grev.) Ag., *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz., *Fragilaria pinnata* Ehr., *Pediastrum boryanum* (Turpin) Meneg. y distintas especies de *Cosmarium* y *Staurastrum* son las mas frecuentes, sin llegar a constituir nunca grandes poblaciones.

La densidad poblacional de *Chromulina nevadensis* en la capa superficial de estas lagunas, varia entre las 73 cél/ml. de Virgen Media, las 44 cél/ml. de Aguas Verdes y las 9 cél/ml. de Virgen Superior.

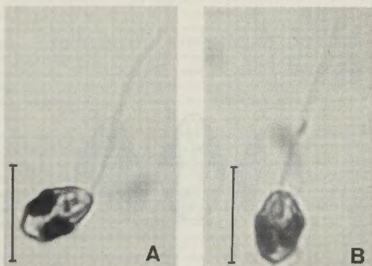


Figura 2. — A-B : Aspecto que presentan los individuos de *Chromulina nevadensis* teñido con lugol (Escala : 10 µm).

DISCUSION

Este taxon forma parte de un grupo de seis especies que se caracterizan por su forma cilíndrica o elipsoidal-ovoidea y por la presencia de dos cloroplastos : *Chromulina dispersogranulata* Skuja, *C. flavicans* Bütschli, *C. minor* Pascher, *C. pyrenoidosa* Ettl, *C. bicocca* Schiller y *C. nevadensis*, cuyas principales diferencias se expresan en la tabla 1. Los caracteres distintivos mas importantes de *C. nevadensis* respecto al resto de las especies son : la longitud de su flagelo, de hasta 3 veces la de la célula; la presencia de pirenoides, caracter común con *C. bicocca* y *C. pyrenoidosa*, si bien *C. nevadensis* los presenta de mayor tamaño y de disposición preferentemente basal o central (Fig. 2); la forma de la célula tambien es diferente, ya que entre estas especies sólo *C. bicocca* la presenta elipsoidal-ovoidea, aunque con un tamaño considerablemente mayor, mientras que *C. pyrenoidosa*, tambien de mayor tamaño, sólo presenta forma ovoidea en algunos individuos. El apice celular en *C. nevadensis* puede ser convexo o truncado, carácter también compartido con *C. bicocca*.

Concluyendo, podemos resumir que *C. dispersogranulata* y *C. flavicans* se separan claramente por su periplasto granuloso, por su forma celular y por su mayor tamaño, mientras que *C. minor*, al igual que las dos especies anteriores no presenta pirenoides. Son *C. pirenoidosa*, *C. bicocca* y *C. nevadensis* las especies mas próximas, separándose la primera por su morfología celular, generalmente

cilíndrica y por la presencia de estima; las otras dos especies presentan en común su morfología celular y la ausencia de estigma, separándose por la distinta longitud del flagelo, las diferentes dimensiones celulares y por el distinto número de vacuolas apicales (Tab. I).

	C.dispersogranulata	C.flavicans	C.minor	C.pyrenoidosa	C.bicocca	C.nevadensis
Forma de la célula	Cilíndrica	Cilíndrico-redondeada	Cilíndrica	Cilíndrico-elipsoidea	Elipsoidal-ovoidea	Elipsoidal-ovoidea
Dimensiones	25-30 x 9-11	14-27 x 6-12	7 4-9	10-14 x 4.5-7	10-22 x 12-8	7-8 x 4-5
Periplasto	Verrucoso	Verrucoso	Liso	Liso	Liso	Liso
Longitud del flagelo (*)	Igual o menor	Igual o menor	Igual	Hasta 1.5 veces	Igual	Hasta 2 ó 3 veces
Apice celular	Truncado-redondeado	Truncado	Truncado	Truncado	Convexo a truncado	Convexo a truncado
Pirenoides	No	No	No	Si	Si	Si
Vacuolas apicales	2	2	1-2(?)	1	1	2-3

Tabla I. — Principales diferencias entre algunas especies próximas a *Chromulina nevadensis* (Dimensiones expresadas en µm).

* Longitud del flagelo comparada con la longitud de la célula.

Respecto al comportamiento ecológico, las seis especies viven en aguas frías, generalmente de pH ácido y de carácter oligotrófico, si bien *C. flavicans* es un taxon de elevada valencia ecológica y amplia distribución geográfica (HUBER-PESTALOZZI, 1941). El resto de las especies comentadas aparecen en el centro y norte de Europa según las referencias de ETTL (1968, 1978), HUBER-PESTALOZZI (1941), SKUJA (1948), STARMACH (1968, 1985) entre otros. La presencia de *C. nevadensis* en el sur de Europa, se explica por ser un taxon de alta montaña, donde la diferencia latitudinal con el norte de Europa se compensa, en cierto modo, con la elevada altitud de Sierra Nevada.

AGRADECIMIENTOS

Mi mas sincero agradecimiento al Prof. Bourrelly por sus valiosas opiniones acerca de este taxon.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

BOURRELLY P., 1957 — Recherches sur les Chrysophycées. *Rev. Algol., Mém. hors-sér.*, 1 : 1-412.

ETTL H., 1968 — Ein Beitrag zur Kenntnis der Algenflora Tirols. *Ber. Naturwiss.-Med.*

Vereins Innsbruck 56 : 117-354.

ETTL H., 1970 – Ein Beitrag zur Kenntnis der Algenflora Tirols II. *Ber. Naturwiss.-Med. Vereins Innsbruck*, 58 : 89-124.

ETTL H., 1978 – Neue Chrysophyceen aus dem nordmährischen Quellengebiet. *Pl. Syst. Evol.* 129 : 221-241.

HUBER-PESTALOZZI G., 1941 – *Das Phytoplankton des Süsswassers*, T. 2 (1). *Chrysophyceen. Farblose Flagellaten. Heterokonten.* Stuttgart.

MARTINEZ R., 1977 – Phytoplankton species, biomass and diversity in lake La Caldera (Sierra Nevada). *Acta Hydrobiol.*, 19 (2) : 95-107.

MARTINEZ R., 1980 – Seasonal variation of phytoplankton biomass and photosynthesis in the high mountain lake La Caldera. *Developm. Hydrobiol.* 3 : 111-148.

SANCHEZ-CASTILLO P.M., 1986 – *Estudio de las comunidades fitoplanctónicas de las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada.* Tesis doctoral. Universidad de Granada. Granada.

SKUJA H., 1948 – Taxonomie des Phytoplankton einiger Seen in Uppland, Schweden. *Symb. Bot. Upsal.* 9 (3) : 1-399.

SKUJA H., 1964 – Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fjeldgegenden um Abisko in Schwedisch-Lappland. *Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal.* 18 : 1-465.

STARMACH K., 1968 – *Chrysophyta 1, Chrysophyceae. In* : Flora Slodkowodna Polski. T. 5. Warszawa.

STARMACH K., 1985 – *Chrysophyceae und Haptophyceae.* Süssw. Fl. v. Mitteleuropas, vol. 1.

ACROCHAETIALES (RHODOPHYTA) : TAXONOMY AND EVOLUTION

David J. GARBARY* and Paul W. GABRIELSON**

ABSTRACT. — An emended diagnosis of the order Acrochaetiales is provided. The history of the classification of the order is reviewed in the context of arguments against its recognition. Support for Acrochaetiales is provided based on cladistic analyses, and the proposed evolutionary relationships of this taxon with other florideophyte orders are discussed.

RÉSUMÉ. — Une modification de la diagnose de l'ordre des Acrochaetiales est proposée. L'historique de la classification de cet ordre est revu en considérant les arguments qui sont opposés à sa reconnaissance. Le fondement des Acrochaetiales s'appuie sur les analyses cladistiques; les relations phylogénétiques de ce taxon avec les autres ordres de floridéophytes sont discutées. (traduit par la rédaction).

KEY WORDS : Acrochaetiaceae, Acrochaetiales, algal taxonomy, *Audouinella*, phylogeny of red algae, Rhodophyta.

INTRODUCTION

CHEMIN (1937) originally suggested that the order Acrochaetiales (Nemaliales) be elevated to ordinal rank (as «Acrochoetiales»), but he provided no description or formal characterization of the order, merely stating, «Sous ce terme nouveau, je rangerai les genres *Acrochaetium (Chantransia)*, *Colaconema* et *Rhodochorton*... La simplicité de leur forme et de leur structure, la variété de leur mode de reproduction, de leur mode de vie, du développement des spores, me les fait considérer comme des formes primitives». At that time, the Nemaliales were characterized as lacking a «typical» auxiliary cell and being haplobiontic (KYLIN, 1932). According to article 32.1c of the International Code of Botanical Nomenclature (ICBN) (VOSS et al., 1983), Chemin's comment does not constitute a valid description of the order.

FELDMANN (1953) also proposed the Acrochaetiales and provided a characterization, which, albeit brief, satisfies the requirements of the ICBN for valid

* Department of Biology, St. Francis Xavier University, Antigonish, Nova Scotia, Canada B2G 1CO and ** Department of Botany, University of British Columbia, Vancouver, B.C., V6T 2B1.

publication. He stated «L'extrême simplicité de l'appareil femelle des Acrochaetiacées justifie la création pour cette famille d'un ordre spécial, celui des Acrochaetiales caractérisé par l'absence de rameau carpogonial qui l'oppose à toutes les autres Floridées». Although this characterization might be construed as incidental mention (and therefore invalid under Article 34.1), FELDMANN (1954) clearly considered the order to be formally created since he used the name without further comment. In a subsequent paper, FELDMANN (1962) again discussed the order and elaborated on his previous comments. He stated «The lack of a carpogonial branch and the extreme simplicity of the vegetative frond seem to me sufficient reasons to put these algae in a separate order, the Acrochaetiales». It is of interest that in neither of these papers was the original suggestion of Chemin cited, even though Feldmann was likely to have been aware of the earlier publication. Although the description by Feldmann (1953) is sufficient for nomenclatural purposes, it does not provide an adequate description of the order for taxonomic purposes.

DREW (1954), followed by DIXON (1961), ABBOTT (1962) and PAPENFUSS (1966), did not accept the order and all of these workers argued for maintaining the Acrochaetiaceae in Nemaliales. More recently, GARBARY (1978) argued for recognition of the Acrochaetiales based on its phylogenetic position, and this conclusion was supported by the cladistic analyses of GABRIELSON et al. (1985) and GABRIELSON and GARBARY (1987).

In this paper we provide an emended description of the order, explain why the order has not been accepted by most phycologists, and discuss proposed evolutionary relationships with other orders of red algae based on our cladistic analyses.

Acrochaetiales Feldmann *emend.* Garbary et Gabrielson

Branched or unbranched filamentous Rhodophyta with 2-layered pit plug caps and a pit plug membrane; auxiliary cells absent; carpogonium terminal or lateral and borne on an undifferentiated vegetative filament.

Type genus : *Acrochaetium* Nägeli *in* NÄGELI et CRAMER (1858 : 532)
= *Audouinella* Bory de St. Vincent (1823 : 340).

DISCUSSION

1. Controversy over ordinal recognition

DREW (1954) was the first to comment on FELDMANN's (1953) proposal of ordinal status for the Acrochaetiaceae. In her classic paper on development of carposporophytes, she recognized two groups of families in Nemaliales (as Nemalionales) : those with «comparitively or extremely simple carposporophytes» including the Acrochaetiaceae (as Chantransiaceae), Batrachospermaceae and some taxa of Bonnemaisoniaceae and Helminthocladiaceae, and those with «more elaborate or even highly specialized carposporophytes» including the Naccariaceae, Galaxauraceae (as Chaetangiaceae) and Bonnemaisoniaceae.

She regarded the former as a more or less homogeneous assemblage and, apparently on this basis, rejected Feldmann's proposal. In the main part of «Die Gattungen der Rhodophyceen» (KYLIN, 1956, p. 82) the Acrochaetiaceae (as Chantransiaceae) is treated as ■ family in Nemaliales (as «Nemalionales») with no reference to Feldmann's paper. Only in the «Nachtrag» (prepared by Elsa Kylin following the death of her husband in December, 1949) is reference made to Feldmann's proposal, but it is not supported apparently because, «In der Familie Chantransiaceae sensu Kylin gibt es sowohl Formen mit Endstandigen Karpogonen als mit Karpogonastchen...».

As DIXON (1964) pointed out, FELDMANN (1953) «... was beginning to become critical of the accepted usage of the term «carpogonial branch...». Feldmann recognized three types of mature carpogonial branches which he considered to represent stages in the evolution of the structure : 1) the carpogonium is borne directly on a vegetative cell, 2) the carpogonium is borne on ■ special branch, which is itself borne on a vegetative cell and 3) the carpogonium is borne on a carpogonial branch that is borne on a «rameau adventif spécialisé : le *gonophore*».

All subsequent arguments for rejecting Feldmann's proposal of ordinal status for the Acrochaetiales have revolved around the definition of a carpogonial branch. For example, both DIXON (1961) and ABBOTT (1962) emphasized that there are other taxa in Nemaliales *sensu lato* that have «sessile carpogonia» or that lack «true carpogonial branches». Dixon argued in favour of maintaining the Gelidiaceae as a family in Nemaliales (as Nemalionales), noting that «sessile carpogonia of a type similar to those of *Acrochaetium* occur also in *Gelidium*...» and he used this comparison to reject ordinal status for the Acrochaetiales. Abbott pointed out that in some taxa of Helminthocladiaceae only the carpogonium participates in gonimoblast formation (e. g. *Liagoropsis*), whereas in other taxa the entire carpogonial branch is involved in cystocarp formation (e. g. *Trichogloea*). In referring to species of *Acrochaetium* in which only the carpogonium is involved in gonimoblast formation, Abbott called the subtending cells «stalks». She states, «In some, therefore, the carpogonium, placed terminally on a special branch, may be thought to be just as sessile as if it were produced directly on ■ vegetative filament...». This creates ■ very restricted definition for ■ carpogonial branch, based on whether the cells subtending the carpogonium are involved in carposporophyte formation and is very different from Feldmann's definition cited above. Abbott labeled a carpogonium «sessile» if it was borne on one vegetative cell, or ■ «carpogonium on a one-celled stalk» when it was borne on more than one cell. Despite the use of this elaborate terminology, Abbott appears to consider all carpogonial branches as homologous, stating «Neither usage is meant to imply that these female reproductive structures are different from the more elaborate ones in, for example, the Dumontiaceae, or the more fixed ones in the Rhodomelaceae».

FELDMANN (1962) emended his ordinal description for Acrochaetiales, adding to the reproductive characterization a vegetative one, «... the extreme simplicity of the vegetative frond...» PAPENFUSS (1966) challenged both of

Feldmann's ordinal features, citing, as had DIXON (1961) and ABBOTT (1962), numerous examples of sessile carpogonia in the nemalialean families Helminthocladiaceae and Batrachospermaceae, and in the Gelidiales. In addition, he noted that certain genera of Ceramiaceae (Ceramiales) as well as the *Chantransia*-stages of certain nemalialean families (currently classified in Batrachospermales) had a thallus structure similar to Acrochaetiaceae. These similarities, however, do not necessarily indicate a close evolutionary relationship among these taxa, there being numerous vegetative, reproductive, life history and ultrastructural features that segregate them. Furthermore, all of the characters that circumscribe a taxon must be considered together, not in isolation. Most English-speaking phycologists followed Dixon, Abbott and Papenfuss and did not recognize the Acrochaetiales, whereas, for the most part, continental European phycologists adopted Feldmann's proposal.

GARBARY (1978) presented several evolutionary hypotheses (as cladograms) about the phylogenetic relationships of the Acrochaetiaceae and concluded that only if it could be demonstrated that the taxon was reduced from a nemalialean ancestor could it be classified as a family in Nemaliales. Because there was no evidence to support such a phylogenetic position for the Acrochaetiaceae and because of, in Garbary's view, the pivotal position of the taxon as being closest to the ancestral progenitor (s) of the Florideophycidae, he argued in favour of ordinal recognition for the Acrochaetiaceae. However, in most recent syntheses of red algal taxonomy (e. g. KRAFT, 1981; WEST and HOMMERSAND, 1981; DIXON, 1982) his position has not been followed.

2. Infraordinal taxonomy

The Acrochaetiales are usually regarded as comprising a single family, the Acrochaetiaceae. FELDMANN (1962), however, recognized two families, the Acrochaetiaceae and Audouinellaceae. Aside from life history features (haplobiontic versus probably diplobiontic), which were poorly-defined and have not held up with subsequent investigation, criteria for familial segregation were based on chloroplast number and morphology, and presence or absence of pyrenoids. The Acrochaetiaceae was characterized as having cells with primarily single chloroplasts and pyrenoids, whereas the Audouinellaceae had more than one chloroplast per cell and were devoid of pyrenoids. These chloroplast features (in addition to others) are considered by some authors to define genera (e. g. PAPENFUSS, 1945), whereas other authors only consider them useful at the specific level (e. g. DREW, 1928). In our concept of the order we recognize only a single family, the Acrochaetiaceae.

There is an ongoing controversy regarding generic classification in the family. Different classifications recognize from one to eight genera, and numerous different schemes for generic segregation have been proposed in the last twenty years. Much of the literature on this subject was reviewed by GARBARY (1979) and WOELKERLING (1983) and is not treated here. We believe that a number of genera will eventually be segragated in this complex, but until these are ade-

quately characterized we follow the single-genus concept of DREW (1928), DIXON and IRVINE (1977) and GARBARY (1979).

3. Taxonomic relationships

With the recent dismantling of the Nemaliales sensu DIXON (1982) – an order universally recognized by post-Kylinian red algal phycologists as being heterogeneous – all arguments (discussed above) for maintaining Acrochaetiaceae as a family in that order have become irrelevant. Dixon considered the order to comprise 13 families : Acrochaetiaceae, Batrachospermaceae, Bonnemaisoniaceae, Dermonemataceae, Helminthocladiaceae, Galaxauraceae (as «Chaetangiaceae»), Gelidiaceae, Gelidiellaceae, Lemaneaceae, Naccariaceae, Nemaliaceae, Thoreaceae and Wurdemanniaceae (usually classified in Gigartinales); currently only four remain : Dermonemataceae, Galaxauraceae, Helminthocladiaceae and Nemaliaceae. Most of the suggestions for ordinal segregation for these families had been made prior to DIXON (1982) (e. g. KYLIN, 1923; CHEMIN, 1937; FELDMANN and FELDMANN, 1942; LEE, 1980, «Lemaneales»), however, the recent impetus for splitting-up Nemaliales was the demonstration by PUESCHEL and COLE (1982) that the order was heterogeneous with regard to the number of cap layers overlying pit plugs. The universal acceptance of this character for delineating orders, or what appear to be related groups of orders, was that it supported other vegetative, reproductive and life history characters that earlier had been considered useful at segregating taxa at ordinal rank. Thus recognition of Gelidiales originally proposed by KYLIN (1923), was supported by their possession of pit plugs with single-layered caps, another feature not found in any other nemalialean family. Likewise, the Bonnemaisoniales (including Bonnemaisoniaceae and Naccariaceae), originally proposed by FELDMANN and FELDMANN (1942), was supported by their lacking pit plug caps, again a feature not found in any other Nemaliales. In addition, the freshwater families Batrachospermaceae, Lemaneaceae and Thoreaceae were segregated to a new order, Batrachospermales, based on their having [redacted] enlarged outer plug cap layer (PUESCHEL and COLE, 1982). The remaining families, including the Acrochaetiaceae, all possess 2-layered plug caps.

In all of the trees resulting from our cladistic analyses (GABRIELSON et al., 1985; GABRIELSON and GARBARY, 1987), Acrochaetiales appear as an independent lineage at the base of the florideophyte assemblage of orders. In the first analysis there were no autapomorphies that uniquely defined Acrochaetiales, yet numerous synapomorphies (e. g. presence of tetrasporangia and [redacted] filamentous gonimoblast and 2-layered pit plug caps) separate the order from Bangiales, and one, lack of syntagmatic construction, separates it from all other florideophytes. In the later analysis in which the character states were more accurately represented in the individual orders, the presence of both B- and R-phycoerythrin was shown to be a unique feature of Acrochaetiales (see GLAZER et al., 1982).

In the Adams consensus trees produced from the two cladistic analyses (Figs. 1 and 2) [redacted] major polytomy occurred at one node and includes, in the first analysis, the orders Palmariales, Corallinales, Gelidiales, Hildenbrandiales and a lineage supporting the remaining florideophytes. In the second analysis the corresponding node included the orders Corallinales, Batrachospermales, Nemaliales, and one lineage supporting the orders Palmariales, Gelidiales and Hildenbrandiales, and another the florideophytes that lack pit plug caps (i. e. Bonnemaisoniales, Ceramiales, Gigartinales and Rhodymeniales). The presence of a polytomy indicates that relationships among taxa at that node are unresolved and thus, all taxa and lineages that share that node might possibly be the sister taxon of the ancestor that gave rise to the Acrochaetiales at node E (Figs. 1, 2). Over the years, and by various workers, Acrochaetiales have been considered to be related to taxa in Batrachospermales, Gelidiales, Nemaliales and Palmariales, and each of these proposed relationships is discussed below, as is the likelyhood of a relationship with Corallinales or Hildenbrandiales.

A - Relationships with Gelidiaceae

The one-celled carpogonial branch of Gelidiaceae (including Gelidiellaceae — see MAGGS and GUIRY, 1987) is the primary reproductive feature interpreted as being shared with Acrochaetiales (DIXON, 1961; PAPENFUSS, 1966). However, Gelidiales, with their *Gelidium*-type spore germination, syntagmatic construction with two periaxial cells per axial cell, 1-layered pit plug caps, moniliform files of nutritive auxiliary cells, compound cystocarps and transversely divided cystocarps (GABRIELSON and GARBARY, 1986), evidently are not the sister taxon of Acrochaetiales. Furthermore, HOMMERSAND and FREDERICQ (1987) consider the Gelidiales to be characterized by intercalary carpogonia, rather than sessile ones. Although intercalary carpogonia have been reported in Acrochaetiales, e.g. WEST (1969) and LEE and KUROGI (1978), they are found intermixed with terminal ones and thus cannot be considered a general feature of the morphology of Acrochaetiales. WEST's (1969) observation most likely represented a cultural abnormality and it is of interest that he did not observe postfertilization development in such intercalary carpogonia.

In our most recent cladistic analysis (GABRIELSON and GARBARY, 1987), Gelidiales and Hildenbrandiales are hypothesized to share a common ancestry based on similar patterns of spore germination and 1-layered pit plug caps. Based on the features cited above, it is highly improbable that there is a close phylogenetic relationship between Acrochaetiales and either of these taxa.

[redacted] - Relationships with Batrachospermales

There are [redacted] number of similarities between Acrochaetiaceae and Batrachospermales based primarily on the filamentous *Chantransia*-stages produced by the latter. These stages are only superficially similar, however, and are part of a radically different life history pattern in Batrachospermales in which somatic meiosis occurs and there are no tetrasporangia in the life history (see SHEATH, 1984 for review). Tetrasporangia are present in all known sexual (and some ase-

xual) life histories in Acrochaetiales. In addition, pit plugs in the two groups are different with all Batrachospermales having an expanded outer plug layer (PUESCHEL and COLE, 1982) and syntagmatic morphology.

C - Relationships with Nemaliales

Many Acrochaetiales, with their monosporangia, stellate chloroplasts and large pyrenoids, are similar to filamentous (tetrasporophytic) stages of Nemaliales. There is also a strong resemblance in the morphology of sexual reproductive organs and postfertilization development and the number of pit plug cap layers between these taxa. We regard these features as being retained primitive characteristics (i. e. homoplasious) that do not indicate a monophyletic group including both orders. FELDMANN (1961) and Abbott (pers. comm.) have speculated that the Acrochaetiaceae evolved through reduction from taxa currently placed in Nemaliales. Abbott uses this argument to retain Acrochaetiaceae in Nemaliales. This might be the case for some taxa of Acrochaetiales, but until it has been specifically demonstrated using features other than reproductive morphology (e. g. comparative ultrastructure or biochemistry), it should be regarded as an interesting hypothesis, not as a basis for including Acrochaetiaceae in Nemaliales.

D - Relationships with Palmariales

The possibility of a relationship between Acrochaetiales and Palmariales has been broached several times. CABIOCH and GUIRY (1977) suggested that *Halosacciocolax* be included in Acrochaetiaceae, however, this possibility was discounted by GARBARY (1978) because of the degree of morphological elaboration exhibited by the genus. Recently, HAWKES and SCAGEL (1986) retained *Halosacciocolax* in Palmariales. GLAZER et al. (1982) suggested that *Rhodophysema* be transferred to Acrochaetiales based on similarities in vegetative morphology and the presence of 2-layered pit plug caps and B-phycoerythrin, features *Rhodophysema* shares with *Audouinella concrescens* (Drew) Dixon and *A. membranacea* (Magnus) Papenfuss. DECEW and WEST (1982), however, interpreted the life history of *Rhodophysema* as being homologous with *Palmaria* and placed the former genus in the Palmariales. HAWKES and SCAGEL (1986) concurred with this placement. Until more definitive studies are carried out, we feel that *Rhodophysema* should remain in Palmariales and that the transfer of certain species of *Audouinella* to Palmariales and/or the synonymy of Acrochaetiales and Palmariales should all be avoided.

The basic pattern of development in the Palmariales is the disc and there is no hint of a filamentous ontogeny (with the possible exception of the parasitic *Halosacciocolax*). This contrasts with Acrochaetiales where filamentous development predominates (WOELKERLING, 1983) except in certain species (e. g. *A. concrescens*) or in the tetrasporophytic stages of some species with stellate chloroplasts (e.g. *A. secundata* (Lyngbye) Dixon) where discs are formed. Of primary importance is whether or not these similarities are homologous. Certain life histories in Acrochaetiales are similar to those in Palmariales in that carpo-

sporophytes are absent (e. g. *A. subimmersa* (Setchell et Gardner) Garbary et Rueness (LEE and KUROGI, 1978, as *Rhodochorton*) and *A. purpurea* and *A. floridula* (Dillwyn) Woelkerling (STEGENGA, 1978, as *Rhodochorton*). GUIRY (1987) provides a discussion of these life histories and concludes that they are similar. We concur that these are basically *Palmaria*-type life histories, however, it is questionable whether or not this feature defines a monophyletic group in *Audouinella*, let alone represents a synapomorphy of some *Audouinella* species with *Rhodophysema*. The mechanisms that MAGNE (1982) invoked for the origin of the *Palmaria*-type life history can be operating in all florideophytes and a particular life history pattern may have arisen several times in different groups (see GABRIELSON and GARBARY, 1987 for further comments).

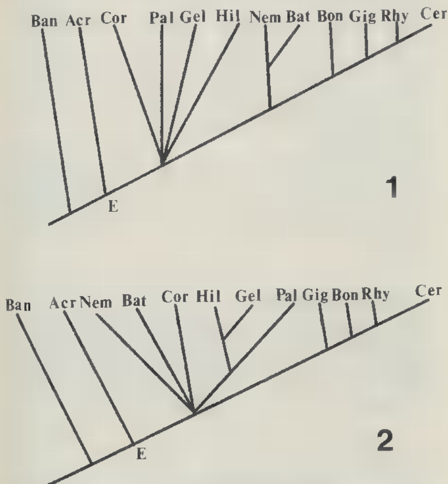
CONCLUSIONS

Our cladistic analyses (GABRIELSON et al., 1985; GABRIELSON and GARBARY, 1987) would support the hypothesis that the ancestral progenitor of florideophytes was filamentous in all life history phases. If such an organism was extant, it would be classified in Acrochaetiales. CHADEFAUD (1960) was of similar opinion with his placement of Acrochaetiales as the first group of Eo-floridées. This filamentous morphology has been retained in all phases of the life history only in extant Acrochaetiales. Many groups of florideophytes have also apparently retained this feature in the tetrasporophytic generation of their life history, i.e. Nemaliales, Batrachospermales and some Gigartinales. The similarity in vegetative structure between Acrochaetiales and some filamentous Ceramiaceae (e.g. *Ptilothamnion, Spermothamnion*) that was noted by PAPENFUSS (1966) is clearly a convergence, because the closest relatives of these genera are all syntagmatic. Thus, the presence of a free-living filamentous stage in the life history does not imply relationship with Acrochaetiales since this is a homoplasious feature.

This is not to say that taxonomic confusion between Acrochaetiales and other florideophytes is absent. Such problems, however, are at the species level and it may be that a number of species identified as Acrochaetiales belong to other groups. Two such examples are : 1) the suggestion that *Acrochaetium hauckii* Schiffner is part of the life history of *Kallymenia microphylla* J. Agardh (CODOMIER, 1973) (however, see alternative interpretation in GUIRY and MAGGS, 1984), and 2) the finding that *Acrochaetium polyidis* (Rosenvinge) Børgesen is part of the life history of *Helminthora divaricata* (C. Agardh) J. Agardh (MAGNE and ABDEL-RAHMAN, 1983).

It is possible that Acrochaetiales as they are presently constituted are polyphyletic. Some characters that suggest a polyphyletic origin are the diversity of chloroplast morphologies (see WOELKERLING, 1983 for summary) and phycobilin pigments (GLAZER et al., 1982) and the wide range of life history patterns (WOELKERLING, 1983; GUIRY, 1987). At present it is difficult enough to try and correlate chloroplast morphologies with vegetative structure.

reproduction and life history and phycobilin types within the family, let alone to try and indicate relationships of some taxa with other orders. Of particular interest in this regard, however, is the group of *Audouinella* species that only produce tetrasporangia in their life history (WEST, 1970, 1979), or that have a life history similar to *Rhodophysema* (see above discussion). As those taxa,



Figures 1-2. — Cladograms showing Adam's consensus trees of orders of Florideophycidae and Bangiales showing position of Acrochaetiales. NOTE : these figures are redrawn from GABRIELSON et al. (1985) (Fig. 1) and GABRIELSON and GARBARY (1987) (Fig. 2); see those papers for details of cladistic methods and characters. Abbreviations : Ban - Bangiales; Acr - Acrochaetiales; Pal - Palmariales; Hil - Hildenbrandiales; Gel - Gelidiales; Cor - Corallinales; Nem - Nemaliales; Bat - Batrachospermales; Gig - Gigartinales; Bon - Bonnemaisoniales; Rhy - Rhodymeniales; Cer - Ceramiales.

which are clearly derived from other red algal orders are recognized and correctly classified, the Acrochaetiales will become better circumscribed. Further studies of pit plug morphology and mitosis along the lines of PUESCHEL and COLE (1982) and SCOTT (1986), but directed specifically at Acrochaetiales and potential relatives may be the most direct route to resolving these issues.

A major question that remains is the nature of the pit plug in the ancestral florideophyte. Our cladistic analyses (GABRIELSON et al., 1985; GABRIELSON and GARBARY, 1987) propose Bangiales as the sister group of Florideophycidae, suggesting that the ancestral pit plug of florideophytes had a single cap layer. Whereas this is not in agreement with the placement of Acrochaetiales (with its 2-layered plug caps) as the sister group of remaining florideophytes (GABRIELSON et al., 1985; GABRIELSON and GARBARY, 1987), it remains the most parsimonious arrangement (Fig. 1-2). It would not surprise us if variation in pit plug morphology were present in Acrochaetiales. Critical taxa that need to be studied are those for which phycoerythrin pigments have been characterized (GLAZER et al., 1982).

It is possible that some species are «simple» branched filaments because they are primitively so, whereas others have this morphology because they are reduced from organisms classified in other orders. Resolution of this problem in the Acrochaetiales is important to furthering our understanding of phylogenetic relationships among florideophyte red algae. This evolutionary problem is analogous to (and almost as important as) the evolution of unicells in bangiophyte red algae.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Dr. M. Guiry who precipitated the writing of this paper and provided information prior to publication, and Dr. F. Magne for his review. Ms. R. Lewis provided valuable criticism of the manuscript. Dr. I. Abbott and Dr. P. Silva provided interesting discussion and critical comments on an earlier version of this paper. This work was supported by a Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada Grant (A2931) to DJG. PWG kindly acknowledges financial support from NSERC Grant A4471 to Dr. Robert F. Scagel.

REFERENCES

ABBOTT I.A., 1962 — Some *Liagora*-inhabiting species of *Acrochaetium*. *Occas. Pap. Bernice Panahi Bishop Mus.* 23 : 77-120.

BORY DE ST VINCENT J.M.B., 1823 — Ceramiaires. *In Dictionnaire classique d'Histoire Naturelle, Vol. 3.* Paris, Rey et Gravier, Baudoin.

CABIOCH J. and GUIRY M.D., 1977 — *Halosacciocolax kjellmanii* Lund, Rhodophycée parasite nouvelle sur les côtes de France. *Trav. Stat. Biol. Roscoff* 23 : 27-29.

CHADEFAUD M., 1960 — *Les végétaux non vasculaires. Cryptogamie. In* CHADEFAUD M. et EMBERGER L., *Traité de Botanique systématique.* Paris, Masson, Vol. 1, xv + 1018 p.

CHEMIN M.E., 1937 — Le développement des spores chez les Rhodophycées. *Rev. Gén. Bot.* 49 : 300-327.

CODOMIER L., 1973 — Sur le développement des spores et la formation du thalle rampant de *Kallymenia microphylla* J. Ag. (Rhodophyceae, Cryptonemiales). *Giorn. Bot. Ital.* 107 : 269-280.

DECEW T.C. and WEST J.A., 1982 — A sexual life history in *Rhodophysema* (Rhodophyceae) : a re-interpretation. *Phycologia* 21 : 67-74.

DIXON P.S., 1961 — On the classification of the Florideae with particular reference to the position of the Gelidiaceae. *Bot. Mar.* 3 : 1-16.

DIXON P.S., 1964 — On the concept of the «carpogonial branch» in the Florideae. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 4 : 71-77.

DIXON P.S., 1982 — Rhodophycota. *In* PARKERS, S.P. (Ed.), *Synopsis and Classification of Living Organisms, Vol. 1*, New York, McGraw-Hill, pp. 61-79.

DIXON P.S. and IRVINE L.M., 1977 — *Seaweeds of the British Isles. Vol. 1 Rhodophyta. Part I. Introduction, Nemaliales, Gigartinales.* London, British Museum (Nat. Hist.), 252 p.

DREW K.M., 1928 — A revision of the genera *Chantransia, Rhodochorton*, and *Acrochaetium. Univ. Calif. Publ. Bot.* 14 : 139-224.

DREW K.M., 1954 — The organization and inter-relationships of the carposporophyte of living Florideae. *Phytomorphology* 4 : 55-69.

FELDMANN J., 1953 — L'évolution des organes femelles chez les Floridées. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 1952 : 11-12.

FELDMANN J., 1954 — Inventaire de la flore marine de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff, Supplément* 6 : 1-152.

FELDMANN J., 1961 — A propos de la phylogénie des Floridées. *Rec. Adv. Bot.* 5 : 211-215.

FELDMANN J., 1962 — The Rhodophyta order Acrochaetiales and its classification. *Proc. Pacif. Sci. Congr.* 9 (4) : 219-221.

FELDMANN J. and FELDMANN G., 1942 — Recherches sur les Bonnemaisoniacées et leur alternance de générations. *Ann. Sci. Nat. Bot. Sér.* 11, 3 : 75-175.

GABRIELSON P.W. and GARBARY D.J., 1986 — Systematics of red algae (Rhodophyta). *CRC Crit. Rev. Pl. Sci.* 3 : 325-366.

GABRIELSON P.W. and GARBARY D.J., 1987 — A cladistic analysis of Rhodophyta. *Brit. Phycol. J.* 22 (in press).

GABRIELSON P.W., GARBARY D.J. and SCAGEL R.F., 1985 — The nature of the ancestral red alga : inferences from a cladistic analysis. *Biosystems* 18 : 335-346.

GARBARY D., 1978 — On the phylogenetic relationships of the Acrochaetiaceae (Rhodophyta). *Brit. Phycol. J.* 13 : 247-254.

GARBARY D., 1979 — Numerical taxonomy and generic circumscription in the Acrochaetiaceae (Rhodophyta). *Bot. Mar.* 22 : 477-492.

GLAZER A.N., WEST J.A. and CHAN C., 1982 — Phycoerythrins as chemotaxonomic markers in red algae : a survey. *Biochem. Syst. Ecol.* 10 : 203-215.

GUIRY M.D., 1987 — The evolution of life history types in the Rhodophyta : An appraisal. *Cryptogamie, Algologie* 8 : 1-12.

GUIRY M.D. and MAGGS C.A., 1984 — Reproduction and life history of *Meredithia microphylla* (J. Ag.) J. Ag. (Kallymeniaceae, Rhodophyta) from Ireland. *Giorn. Bot. Ital.* 118 : 105-125.

HAWKES M.W., and SCAGEL R.F., 1986 — The marine algae of British Columbia and northern Washington : division Rhodophyta (red algae), class Rhodophyceae, order Palmariales. *Canad. J. Bot.* 64 : 1148-1173.

HOMMERSAND M.H. and FREDERICQ S., 1987 — Development of the carposporophyte in *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta). *Phycologia* (in press).

KRAFT G.T., 1981 — Rhodophyta : morphology and classification. *In* LOBBAN C.S. and WYNNE M.J. (Eds), *The Biology of Seaweeds*. Botanical Monographs Vol. 17, Berkeley, Los Angeles, Univ. California Press, pp. 6-51.

KYLIN H., 1923 — Studien über die Entwicklungsgeschichte des Florideen. *K. Svensk. Vet. Akad. Handl.* 63 : 1-139.

KYLIN H., 1932 — Die Florideenordnung Gigartinales. *Lunds Univ. Arsskr., N.F., Avd. 2*, 28 (8) : 1-88.

KYLIN H., 1956 — *Die Gattungen der Rhodophyceen*. Lund, Gleerup, xv + 673 p.

LEE R.E., 1980 — *Phycology*. Cambridge Univ. Press, 478 p.

LEE Y.P. and KUROGI M., 1978 — Sexual reproductive structures and postfertilization in *Rhodochorton subimmersum* Setchell et Gardner. *Jap. J. Phycol.* 26 : 115-119.

MAGGS C.A. and GUIRY M.D., 1987 — *Gelidiella calcicola* sp. nov. (Rhodophyta) from the British Isles and northern France. *Brit. Phycol. J.* (in press).

MAGNE F., 1982 — On two new types of life history in the Rhodophyta. *Cryptogamie, Algologie* 3 : 265-271.

MAGNE F. and ABDEL-RAHMAN M.H., 1983 — La nature exacte de l'*Acrochaetium polyidis* (Rhodophycées, Acrochaetiales). *Cryptogamie, Algologie* 4 : 21-35.

NÄGELI C. and CRAMER C., 1858 — *Pflanzenphysiologische Untersuchungen 2. Die Stärkekörner*. Zürich, F. Schultess.

PAPENFUSS G.F., 1945 — Review of the *Acrochaetium-Rhodochorton* complex of the red algae. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 18 : 299-334.

PAPENFUSS G.F., 1966 — A review of the present system of classification of the Florideophycidae. *Phycologia* 5 : 247-255.

PUESCHEL C.M. and COLE K.M., 1982 — Rhodophycean pit plugs : an ultrastructural survey with taxonomic implications. *Amer. J. Bot.* 69 : 703-720.

SCOTT J., 1986 — Ultrastructure of cell division in the unicellular red alga *Flintiella sanguinaria*. *Canad. J. Bot.* 64 : 516-524.

SHEATH R.G., 1984 — The biology of freshwater red algae. *Prog. Phycol. Res.* 3 : 89-157.

STEGENGA H., 1978 — The life histories of *Rhodochorton purpureum* and *Rhodochorton floridulum* (Rhodophyta, Nemaliales) in culture. *Brit. Phycol. J.* 13 : 279-289.

VOSS E.G. et al., 1983 — *International Code of Botanical Nomenclature*. Utrecht, Bohn, Scheltema & Holkema, xiv + 457.

WEST J.A., 1969 — The life history of *Rhodochorton purpureum* and *R. tenue* in culture. *J. Phycol.* 5 : 12-21.

WEST J.A., 1970 — The life history of *Rhodochorton concrescens* in culture. *Brit. Phycol. J.* 5 : 179-186.

WEST J.A., 1979 — The life history of *Rhodochorton membranaceum*, an endozoic red alga. *Bot. Mar.* 22 : 111-115.

WEST J.A. and HOMMERSAND M.H., 1981 — Rhodophyta : life histories. In LOBBAN C.S. and WYNNE M.J. (Eds.), *The Biology of Seaweeds*. Botanical Monographs Vol. 17, Berkeley, Los Angeles, Univ. California Press, pp. 133-193.

WOELKERLING W.J., 1983 — The *Audouinella (Acrochaetium - Rhodochorton)* complex (Rhodophyta) : present perspectives. *Phycologia* 22 : 59-92.

TENEUR EN PIGMENTS ET ACTIVITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE COMPARÉES DE DIVERSES ALGUES MACROPHYTES DE LA ZONE INTERTIDALE DE ROSCOFF

Guy LEVAVASSEUR*

RÉSUMÉ. – Les teneurs en chlorophylle a (Chl.a) et en pigments photosynthétiques complémentaires (Chl.b, Chl.c ou phycoerythrine = R-PE) d'une vingtaine d'Algues macrophytes représentatives des 3 Classes (Chlorophycées, Phéophycées, Rhodophycées) de la zone intertidale ont été étudiées en vive-eau de printemps. Parallèlement, leur activité photosynthétique a été mesurée au laboratoire sous conditions standard. Cette dernière est exprimée en mg $O_2.g^{-1}$ M.S.h^{-1} et en mg $O_2.mg^{-1}$ Chla.h^{-1}.

Au cours de cette étude, la teneur en Chl.a et l'activité photosynthétique d'une algue donnée sont apparues indépendantes de sa position systématique. En revanche, ces deux caractéristiques semblent liées à la morphologie et la structure des thalles, leur vitesse de croissance et leur durée de vie (espèces annuelles ou perennantes).

Par ailleurs, pour chacune des Classes étudiées, les variations respectives des rapports Chl.a/chl.b, Chl.a/Chl.c et R-PE/Chl.a sont discutées.

ABSTRACT. – The pigment content and the relative amounts of chlorophylle a (Chl.a) and complementary photosynthetic pigments (Chl.b, Chl.c or phycoerythrine = R-PE) of various seaweeds belonging to the 3 Classes (Chlorophyceae, Rhodophyceae and Pheophyceae) prevailing in the intertidal area were studied in spring-tide period (March). At the same time, their photosynthetic activities were recorded under standard laboratory conditions; these are expressed as mg $O_2.g^{-1}$ dry weight.h^{-1} and mg $O_2.mg^{-1}$ Chl.a.h^{-1}.

From this study, it appeared that Chl.a content and net photosynthesis of any considered species was unrelated to its taxonomic position. In contrast, a good relationship was observed between both considered characteristics and the thallus morphology and structure, the growth rate and the life span (annual or perennial species).

Changes in the Chl.a:Chl.b, Chl.a:Chl.c and R-PE:Chl.a ratios of the three Classes respectively were discussed.

MOTS CLÉS : activité photosynthétique, pigments chlorophylliens, algues macrophytes.

INTRODUCTION

Depuis que MANN (1973) a mis en évidence le rôle joué par les Algues macrophytes dans la production marine, les mesures d'activité photosynthétique de ces végétaux ont suscité de nombreux travaux. Les résultats obtenus

* Station biologique, CNRS LP 4601 & Université P. & M. Curie, 29211 Roscoff.

sont toutefois difficiment comparables entre eux dans la mesure où les conditions expérimentales sont elles-mêmes très variées : paramètres expérimentaux différents (température, éclairement, salinité, durée d'incubation), techniques différentes (mesures du dégagement d'oxygène ou de l'incorporation du CO_2), expériences «in situ» ou au laboratoire en milieu contrôlé, mesures sur des thalles entiers (ou des fragments) immergés ou non...

Cependant, en assimilant la fronde des algues à une population de cellules photosynthétiques contenues dans une «matrice structurale», KANWISHER (1966) avait remarqué que les thalles massifs, qui présentent un rapport composants structuraux/cellules photosynthétiques élevé, dégagent moins d'oxygène que les formes fines. L'hypothèse d'une relation entre la morphologie des grandes algues et leur activité photosynthétique rapportée à la surface ou à la masse de matière sèche a été clairement établie pour la première fois par LITTLER & MURRAY (1974; 1977). L'activité photosynthétique serait d'autant plus faible que la morphologie est complexe. Sur les bases de cette relation, morphologie :activité photosynthétique, LITTLER et ses collègues ont divisé les grandes Algues marines en différents groupes morphologiques afin d'étudier les stratégies évolutives et d'établir des modèles prédictifs de production (LITTLER & LITTLER, 1980; 1981; 1984; LITTLER & ARNOLD, 1982; LITTLER et al., 1983).

Les algues macrophytes benthiques peuvent constituer, tout particulièrement sur les côtes de la Manche occidentale, des formations denses et développées. Leur productivité photosynthétique reste encore méconnue. Aussi il nous a semblé intéressant de dresser un bilan comparatif de la teneur en pigments chlorophylliens et de la capacité photosynthétique d'une vingtaine d'espèces de macrophytes les plus communes de la zone littorale de Roscoff à une période de l'année où la végétation algale est en plein développement et présente une croissance active.

Cette première approche, outre l'obtention de données chiffrées concernant les Algues de cette région, doit nous permettre d'étendre éventuellement les conclusions de LITTLER et son équipe.

Par ailleurs, si la Chla est une caractéristique commune à l'ensemble des végétaux photosynthétiques, la capture de l'énergie lumineuse est améliorée dans la plupart des Embranchements, par la présence d'autres pigments appelés «complémentaires» ou «accessoires». Leur présence essentielle au sein de l'antenne collectrice nous a amené, bien qu'ils soient différents dans chaque Classe d'Algue, à évaluer leur importance relative par rapport à la Chla.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Espèces étudiées

Une vingtaine d'espèces algales appartenant aux trois principales Classes de macrophycophytes (Chlorophycées[1], Phéophycées, Rhodophycées) ont été rete-

1. Le terme «Chlorophycée» est utilisé dans cet article dans son sens le plus large et non dans le sens plus restreint que lui attribue une récente classification des Chlorophycophytes

TABLEAU I. — Liste des espèces étudiées

	Abréviations	Localisation de récolte
CHLOROPHYCOPHYTES		
Ulva sp.	U. sp. (chen)	chenal
	U. sp. (prof.)	infralittorale
Enteromorpha compressa (Linné) Greville	E. c.	médiolittorale
Codium fragile (Suringar) Hariot	C. f.	infralittorale
PHEOPHYCOPHYTES		
Pelvetia canaliculata (Linné) Decaisne & Thuret	P.c.	médiolittorale
Fucus vesiculosus Linné	F.v.	médiolittorale
Fucus serratus Linné	F.s.	médiolittorale
Sargassum muticum (Yendo) Fensholt	S.m.	médiolittorale
Cystoseira baccata (Gmelin) Silva	C.b.	chenal
Cystoseira tamariscifolia (Hudson) Papenfuss	C.t.	chenal
Colpomenia peregrina (Sauvageau) Hamel	C.p.	chenal
Dictyota dichotoma (Hudson) Lamouroux	D.p.	infralittorale
Halidrys siliquosa (Linné) Lyngbye	H.s.	infralittorale
Himanthalia elongata (Linné) S.F. Gray	H.e.	chenal
RHODOPHYCOPHYTES		
Porphyra umbilicalis (Linné) Kützing	P.u.	médiolittorale
Palmaria palmata (L.) O. Kuntze	P. p.	chenal
Polysiphonia nigrescens (Dillwyn) Greville	P.n.	chenal
Rhodomela confervoides (Hudson) Silva	R.c.	chenal
Hypoglossum woodwardii Kützing	H.w.	infralittorale
Plocamium cartigagineum (L.) Dixon	Pl.c.	infralittorale
Corallina elongata Ellis & Solander (= *C. mediterranea*, Areschoug)	C.m.	chenal
Corallina officinalis Linné	C.o.	chenal

(Chen. : chenal; prof. : profondeur)

nues pour cette étude comparative (Tableau I). Celles-ci ont été choisies parmi les plus communes de la zone littorale, tout en offrant divers degrés de complexité tant morphologique que biologique.

En ce qui concerne le genre *Ulva*, les expériences ont porté sur des thalles correspondant à l'espèce la plus fréquemment présente dans le chenal de l'Ile verte face au laboratoire. Cette espèce a longtemps été nommée *Ulva lactuca* L.

---

selon laquelle les Algues vertes de cette étude appartiendraient à la Classe des Ulvophycées (MATTOX & STEWART, 1984).

(FELDMANN, 1954; BLIDING, 1968). Des travaux récents mettant en relief la difficulté de détermination des Ulves de Roscoff (DE REVIERS, 1982, 1984; HOEKSEMA & VAN DEN HOEK, 1983) nous ont conduit à désigner cette espèce sous le nom de *Ulva sp.*

Les Laminariales ont été écartées de cette étude comparative à cause de la taille de leur thalle incompatible avec le dispositif de mesure de la photosynthèse.

Protocole d'échantillonnage

Les thalles ont été récoltés sur la grève à marée basse en période de vive-eau et rapportés aussitôt au laboratoire. Seuls les thalles en bon état et représentatifs de la population sont conservés, nettoyés, débarrassés de leur épiphytes et maintenus en eau de mer courante jusqu'à l'expérimentation. Celle-ci a lieu généralement le jour même, voire le lendemain, à un moment où le biotope d'origine est immergé. Les thalles d'*Ulva* sp. de profondeur vivant dans l'infralittoral ont été récoltés en plongée sur fonds de maerl.

Mesures d'activité photosynthétique

L'activité photosynthétique des diverses espèces a été mesurée par méthode polarographique, sous conditions expérimentales constantes (température : 15 ± 0,1°C, durée d'incubation : 1 h, volume d'incubation : 2150 ml d'eau de mer filtrée sur Millipore 0.45 μ), en suivant le protocole décrit par LEVAVASSEUR & GIRAUD (1982). Dans le cas présent, les conditions d'éclairement étaient quelque peu modifiées (banc de 12 rampes fluorescentes TEST TRUE-LITE de 165 W chacune, produisant au niveau des thalles un flux de photons de l'ordre de 1600 $\mu E.m^{-2}.s^{-1}$, soit une énergie d'environ 320 $W.m^{-2}$ (mesures effectuées entre 400 et 700 nm (P.A.R.) avec un radiomètre quantomètre LICOR 188B.

Périodiquement, afin de contrôler la précision de l'étalonnage de l'électrode à O_2, des dosages de l'oxygène dissous de l'eau de mer en début et en fin d'expérience sont réalisés par la méthode chimique de Winkler.

Les valeurs de photosynthèse nette mentionnées pour chaque espèce sont rapportées à la masse de matière sèche ou à la quantité de Chla; elles représentent la moyenne de huit mesures sur quatre thalles différents.

La masse de matière sèche (MS) est obtenue après un séjour à l'étuve à 105°C jusqu'à l'obtention d'un poids constant (environ 24 h). La masse de matière organique sèche (MOS) des algues calcaires est calculée après passage des échantillons, préalablement séchés à l'étuve, dans un four à moufle à 450°C pendant 24 heures.

Dosage des chlorophylles et de la R-phycoerythrine (R-PE)

Les extractions pigmentaires sont effectuées sur des parties aliquotes d'échantillons expérimentaux utilisés lors de chaque mesure d'activité photosynthétique selon une procédure décrite préalablement (LEVAVASSEUR, 1980). Les teneurs en Chl.a, Chl.b et Chl.c ont respectivement été évaluées à partir des

densités optiques des extraits bruts en utilisant les équations données par ARNON (1949) pour les Chlorophycées et par JEFFREY & HUMPHREY (1975) pour les Phéophycées. Les teneurs en R-phycoérythrine (R-PE) des Rhodophycées ont été calculées après extraction aqueuse en se basant sur le coefficient d'extinction de cette biliprotéine donné par O'CARRA (1965).

Les valeurs pigmentaires mentionnées pour chaque espèce représentent la moyenne d'au moins 5 dosages.

RÉSULTATS

A. Teneurs en pigments des espèces étudiées

1) Comparaison des teneurs en Chla

Les résultats obtenus ont été rassemblés Fig. 1. Les teneurs en Chla de l'échantillonnage étudié vont de 2,12 à 8,42 mg Chla/g MS. Les valeurs minimales concernent aussi bien les Rhodophycées (*Plocamium* = 2,12 ± 0,21 mg Chla/g MS) que les Phéophycées (*Colpomenia* = 2,18 ± 0,25). Les teneurs les plus élevées en Chla sont mesurées aussi bien sur des Chlorophycées (*Ulva* = 8,33 ± 0,83) que des Phéophycées (*Dictyota* = 8,40 ± 0,47). On constate qu'il n'y a aucune relation entre la teneur en Chla et l'appartenance à tel ou tel groupe systématique.

En revanche, les thalles en lames sont plus riches en chlorophylle a que les thalles massifs. Ainsi, *Ulva sp.* et *Dictyota dichotoma* possèdent plus de Chla.g^{-1} MS que *Codium fragile*, *Fucus vesiculosus*, *F. serratus* ou *Halidrys siliquosa*.

En outre, les thalles à croissance rapide (*Ulva sp.*, *Enteromorpha compressa*, *Sargassum muticum*, *Dictyota dichotoma*, *Himanthalia elongata*...) renferment plus de Chla que ceux à croissance lente (*Codium fragile*, *Fucus serratus*, *F. vesiculosus*, *Cystoseira baccata*, *Halidrys siliquosa*...); toutefois, le cas de *Cystoseira tamariscifolia* ne semble pas suivre cette règle.

Par ailleurs, les algues jeunes contiennent moins de Chla que les thalles adultes (*Palmaria palmata*). C'est également le cas pour les espèces en pleine période de croissance (en mars, des algues comme *Colpomenia peregrina* et *Plocamium cartilagineum* sont à l'état de jeunes pousses dans la végétation).

Enfin, les algues calcaires (*Corallina officinalis*, *C. elongata*) possèdent peu de Chla si la teneur de celle-ci est rapportée à la masse de MS, alors qu'elles semblent en posséder autant que les algues non calcifiées, telles *Porphyra umbilicalis* ou *Palmaria palmata*, si la Chla est rapportée à la masse de MOS.

2) Analyse des rapports pigmentaires (Fig. 2)

a) rapports chlorophylliens des Chloro- et des Phéo-phycophytes

Chez les Chlorophycophytes, on observe une bonne corrélation entre le rapport Chla/Chlb et la localisation médiolittorale ou infralittorale. Le rapport Chla/Chlb est d'autant plus faible que l'algue étudiée vit en profondeur ou dans un site ombragé. Les faibles valeurs obtenues, entre 1,2 et 1,8 traduisent la

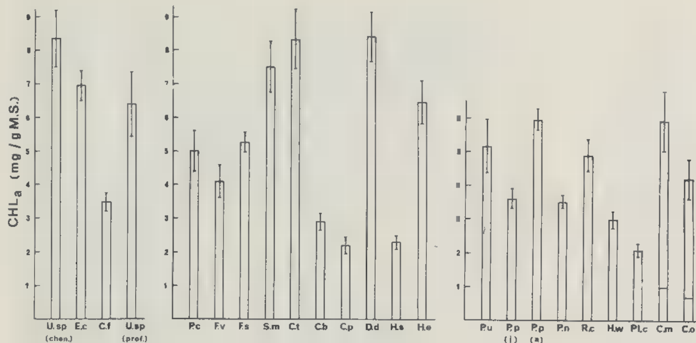
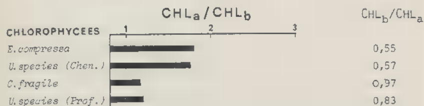
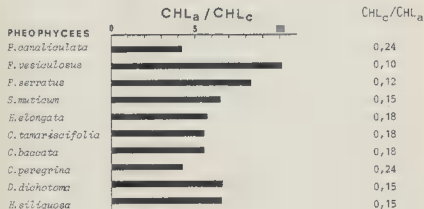


Fig. 1 — Teneurs en chlorophylle a (Chla) des diverses espèces étudiées.
(j) = jeunes; (a) = adultes; pour les autres abréviations, voir tableau 1.





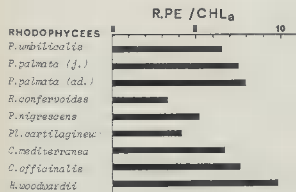
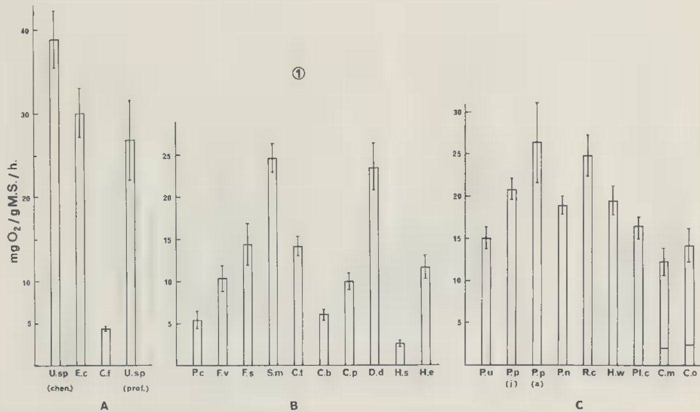


Fig. 2 – Valeurs des différents rapports pigmentaires des exemples étudiés. (mêmes légendes que fig. 1).


①
mg O2 / g M.S. / h.
40
30
20
10
5
U.sp
(chen.)
E.c
C.f
U.sp
(prof.)
A
25
20
15
10
5
P.c
F.v
F.s
S.m
C.t
C.b
C.p
D.d
H.s
H.e
B
30
25
20
15
10
5
P.u
P.p
(j)
P.p
(a)
P.n
R.c
H.w
Pl.c
C.m
C.o
C

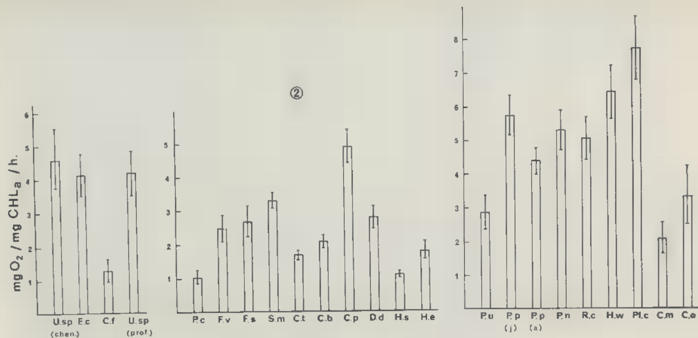


Fig. 3 — Activité photosynthétique, sous conditions expérimentales standard au laboratoire, des différents exemples étudiés.
1 - en fonction de la masse de matière sèche. 2 - en fonction de la teneur en Chla.
(mêmes légendes que fig. 1).

richesse des Chlorophycophytes étudiés en Chlb.

Chez les Phéophycées, hormis le cas de *Pelvetia canaliculata* qui vit en très haut niveau, le rapport Chla/Chlc de notre échantillonnage apparaît globalement en corrélation avec la position de l'algue dans l'étagement; il est d'autant plus élevé que l'algue vit en haut niveau dans la zone médiolittorale; ses valeurs, comprises entre 4 et 10, sont toujours supérieures à celles du rapport Chla/Chlb des Chlorophycophytes.

A la lumière de ces résultats, il apparaît que les Chl «complémentaires» ont une importance relative moindre chez les Phéophycées que chez les Chlorophycées étudiées.

b) rapport R-PE/Chla des Rhodophycophytes

En ce qui concerne les Rhodophycées, toutes les espèces étudiées proviennent, à l'exception de *Porphyra*, de l'infralittoral ou de la base du médiolittoral. Les algues de profondeur ont un rapport R-PE/Chla supérieur à celui des algues de haut niveau bathymétrique. Ici, cet aspect est atténué par différents facteurs (croissance, reprise de végétation, etc...). Ainsi, les thalles de *Plocamium*, à l'état de jeunes pousses au moment des expériences, et les jeunes *Palmaria palmata* possèdent un rapport R-PE/Chla plus faible que les thalles adultes de même niveau; les valeurs de ce rapport, comprises entre 3,5 et 10, soulignent l'importance relative des phycoerythrines par rapport à la Chla chez les Rhodophycées.

B. Activité photosynthétique sous conditions standard

Les mesures de dégagement d'oxygène par les diverses espèces ont été réalisées sous conditions expérimentales identiques constantes. L'activité photosynthétique est rapportée soit à la matière sèche (MS) soit à la quantité de Chla (Fig. 3).

1) Exprimée en fonction de la matière sèche

Selon l'espèce considérée, la photosynthèse nette varie de 2,5 (*Halidrys siliquosa*) à environ 38 mg d'O_2/g MS/h (*Ulva sp.*), soit un facteur de variation de l'ordre de 15. Les plus fortes activités photosynthétiques ont été enregistrées pour les genres *Ulva, Enteromorpha, Palmaria, Sargassum, Rhodomela, Dictyota* (Fig. 3. 1) : il n'apparaît donc aucune relation entre l'activité d'une algue et son appartenance à tel ou tel groupe systématique.

En revanche, la photosynthèse nette est d'autant plus forte que la durée de vie est courte et la croissance rapide; ainsi, la photosynthèse nette d'*Ulva* (vie courte) est supérieure à celle de *Codium* (croissance lente). De même, *Pelvetia canaliculata, Fucus, Cystoseira, Halidrys*, dont la croissance est lente, ont une activité photosynthétique inférieure à celle de *Dictyota dichotoma* et *Sargassum muticum* qui ont une vie courte ou une croissance rapide.

Une relation entre la photosynthèse nette et la morphologie des thalles semble se dégager des résultats obtenus. En effet, il apparaît que les thalles en lame ont une activité photosynthétique supérieure à celle des thalles branchus :

Ulva > *Codium*; *Dictyota* > *Himanthalia*; *Cystoseira* > *Pelvetia*; le cas de *Porphyra* est une exception mais cette algue vit dans un biotope différent (haut niveau).

2) Exprimée en fonction de la quantité de Chla

Dans ce cas (Fig. 3, 2), on constate que la majorité des Rhodophycées étudiées possèdent pour la période de mesure (mars) une capacité photosynthétique globalement supérieure à celle des autres Classes. Ceci doit être lié au fait que l'essentiel des Rhodophycées examinées sont à l'état de jeunes pousses dans la nature, ou sont en pleine période de croissance.

L'activité photosynthétique rapportée à la quantité de Chla permet de mettre en évidence une relation entre la capacité photosynthétique d'une algue et sa croissance. Parmi les macrophytes étudiés ceci concerne non seulement la plupart des Rhodophycées mais aussi *Ulva* et *Enteromorpha* chez les Ulvophycées, *Colpomenia* et *Sargassum* chez les Phéophycées. Toutes ces algues possèdent en mars une activité photosynthétique, rapportée à la Chla, supérieure à celle des algues à croissance lente (Fucales, *Codium*) et perennantes.

DISCUSSION

Cette étude comparative portant sur une vingtaine d'espèces met en relief une grande variabilité interspécifique des caractéristiques photosynthétiques et pigmentaires des macrophytes.

Les présents résultats concernant l'activité photosynthétique rapportée à la masse de matière sèche s'accordent avec les observations antérieures de plusieurs auteurs. Selon KANWISHER (1966), LITTLER & MURRAY (1974; 1977), BRINKHUIS (1977), BUESA (1977), WALENTINUS (1978) et LITTLER & ARNOLD (1982), la productivité primaire d'une espèce est indépendante de son appartenance à tel ou tel groupe systématique. Nos résultats vont tout à fait dans ce sens et sont ainsi en contradiction avec ceux de JOHNSTON (1969), ces derniers tendant à prouver que les Phéophycées sont beaucoup plus productives que les Chlorophycées et les Rhodophycées. De même, l'existence d'une relation entre la morphologie (ou la structure) d'un thalle et son activité photosynthétique, relation mise en évidence et démontrée pour de nombreuses espèces de Californie par LITTLER et son équipe, se trouve confirmée ici pour les macrophytes de la Manche occidentale.

Par ailleurs, une convergence entre les périodes de croissance et celles de forte activité photosynthétique a été mise en évidence par KING & SCHRAMM (1976). De même, LITTLER & MURRAY (1974) ont observé que la photosynthèse nette, rapportée à la matière sèche, était plus élevée chez les algues à vie courte ou annuelles que chez les algues pérennantes. Cette relation est d'autant plus justifiée qu'il est admis à présent que la majorité des algues annuelles à croissance rapide présentent un rapport surface/volume plus élevé que les algues pérennantes qui possèdent généralement un thalle massif, voire encroûtant, et une croissance lente (LITTLER & LITTLER, 1980).

Puisque des algues telles qu'*Ulva sp.* ou *Enteromorpha compressa*, qui possèdent un thalle bistromatique dont toutes les cellules sont assimilatrices, dégagent plus d'oxygène par unité de MS que *Palmaria palmata* et *Corallina elongata* (Fig. 3, 1), dont seules les couches externes du thalle possèdent des plastes développés, on peut penser que les différences interspécifiques d'activité photosynthétique sont liées à leurs teneurs respectives en pigments chlorophylliens. Cette hypothèse nous a conduit à comparer les teneurs en Chla des diverses espèces de notre échantillonnage.

Les concentrations en Chla mesurées au cours de ce travail (Fig. 1) sont légèrement supérieures mais toujours du même ordre de grandeur que celles indiquées par WALLENTINUS (1978) pour les macrophycophytes de la Baltique. Nous avons également constaté que les thalles massifs, contenant beaucoup de tissus de structure, possèdent moins de Chla que les thalles minces chez lesquels le rapport surface/volume est élevé et où presque toutes les cellules sont assimilatrices.

Très peu de bilans comparatifs de la concentration pigmentaire de différents genres ont été dressés : les teneurs en Chla étant essentiellement mesurées dans le but de servir d'unité de référence à la productivité photosynthétique. Au-delà des variations spécifiques, l'intérêt s'est plutôt porté sur les conditions susceptibles de modifier la concentration pigmentaire. Cette dernière varie largement avec l'âge, les conditions de croissance et l'état physiologique (pour revue voir : RABINOWITCH, 1945; MEEKS, 1974). A ces divers paramètres s'ajoute, pour les macrophytes benthiques, la localisation dans l'étagement (RAMUS et al., 1976a; 1976b; LEVAVASSEUR, 1977; 1980). Le contenu chlorophyllien de nombreuses algues s'avère, dans certaines limites, inversement proportionnel à l'intensité d'éclairement (RABINOWITCH, 1945; BROWN & RICHARDSON, 1968; ZAVODNIK, 1973a; 1973b; LEVAVASSEUR, 1980; ROSENBERG & RAMUS, 1982).

Quoi qu'il en soit, outre les variations décrites ci-dessus, les résultats obtenus montrent clairement que la teneur en Chla d'une algue dépend aussi, partiellement, de la structure du thalle. En cela, les conclusions de LITTLER concernant l'activité photosynthétique/MS sont également applicables à la teneur en Chla.

Rapportée non plus à la biomasse mais à la quantité de Chla, l'activité photosynthétique (appelée «indice photosynthétique» par les anglo-saxons) de notre échantillonnage, présente toujours des variations interspécifiques, montrant par là que dégagement d'oxygène/MS et teneur en Chla ne sont pas parfaitement corrélés. Toutefois, l'amplitude de ces variations apparaît moins marquée que celles affectant la photosynthèse nette/MS, ce qui est en accord avec WALLENTINUS (1978). Si l'indice photosynthétique des genres dont le thalle est en lame ou finement ramifié (*Ulva*, *Enteromorpha*, *Colpomenia*, *Plocamium*) est plus élevé que celui des thalles massifs (*Codium*, *Pelvetia*, *Corallina*), il est toutefois largement dépendant de l'état physiologique des thalles ou de facteurs externes susceptibles d'affecter la photosynthèse nette ou la teneur en pigments. Or, il est désormais admis que les variations de l'indice photosynthétique traduisent des modifications de l'unité photosynthétique, en particulier de la taille

de l'antenne collectrice (BOARDMAN, 1977; RAMUS, 1981). Cet aspect nous a conduit à examiner en détail l'importance relative du principal pigment accessoire par rapport à la Chla.

Les valeurs du rapport Chla/Chlb obtenues au cours de ce travail sont faibles et confirment celles mentionnées pour *Ulva sp.* et *U. olivascens* (LEVAVASSEUR, 1980). Celles indiquées dans la littérature pour diverses Chlorophycées ont été reportées à titre de comparaison dans le Tableau II, A. On note que ce rapport, généralement compris entre 1,0 et 1,8 est nettement inférieur à celui (de l'ordre de 2,8 - 3,4) mesuré habituellement chez les Végétaux supérieurs (RABINOWITCH, 1945; STRAIN et al., 1971).

KEAST & GRANT (1976) considéraient que les algues vertes siphonées présentaient un rapport Chla/Chlb significativement inférieur à celui des autres Chlorophycophytes et des Végétaux supérieurs. Selon NAKAMURA et al. (1976), des rapports Chla/Chlb inférieurs ou égaux à 2,0 sont une caractéristique générale de l'ensemble des grandes Chlorophycophytes marines benthiques. Or, les Chlorophycophytes planctoniques marines présentent également un rapport Chla/Chlb voisin de 2,0 (WOOD, 1979), tandis que leurs homologues d'eau douce possèdent, quant à elles, un rapport Chla/Chlb voisin de celui des Végétaux supérieurs terrestres (Tableau II, A). Il en est de même pour les Phanérogames marines (Tableau II, A). Nos résultats, ainsi que les données déjà publiées, montrent que les algues marines possèdent un rapport Chla/Chlb inférieur à celui des autres végétaux contenant de la Chlb, même à celui des plantes «d'ombre» où le rapport est de 2,0 - 2,5 (ANDERSON et al., 1973).

Afin d'expliquer les faibles valeurs du rapport Chla/Chlb des Algues marines, WOOD (1979) avait émis l'hypothèse que ces végétaux possédaient un complexe antennaire contenant légèrement plus de Chlb que le Chla. La séparation des divers complexes pigmentaires de plusieurs Ulvophycées (*Codium, Ulva, Bryopsis, Enteromorpha, ...*) nous a permis de démontrer l'exactitude de l'hypothèse de WOOD : le rapport Chla/Chlb de leur principal complexe antennaire étant compris entre 0,6 et 0,8 (LEVAVASSEUR, 1986).

Par ailleurs, outre les variations interspécifiques du rapport Chla/Chlb décrites par YOKOHAMA (1973), YOKOHAMA & MISONOU (1980) ont mis en évidence des variations intraspécifiques liées aux conditions d'éclairement caractéristiques du lieu de récolte. Les rapports Chla/Chlb des genres étudiés (Fig. 2) corroborent ces observations.

Les valeurs du rapport Chla/Chlc des Phéophycées étudiées sont du même ordre de grandeur que celles mesurées, par différents auteurs, sur des Algues à Chlc; les Phéophycées et les Diatomées (Tableau II, B). Bien que présentant de grandes variations interspécifiques, les Phéophycées possèdent globalement un rapport Chla/Chlc supérieur à celui des Bacillariophycées. Cependant, il faut garder à l'esprit que nos mesures ont été réalisées sur des thalles d'espèces différentes, récoltées au cours d'une même marée à Roscoff, tandis que les rapports indiqués dans le tableau II, B. correspondent à des algues provenant de diverses origines géographiques et pour lesquelles ni le biotope, ni la période ne sont précisés. De ce fait, il apparaît difficile de retrouver certaines relations,

TABLEAU II. — Rapports pigmentaires. Valeurs indiquées par différents auteurs. A) Rapport Chla/Chlb de quelques Chlorophycées et Phanérogames marines; B) Rapport Chla/Chlc de quelques Phéophycées et Bacillariophycées. C) Rapport R-PE/Chla de quelques Rhodophycées.

A) CHLOROPHYCOPHYTES (Chl.a/Chl.b)

Chlorophycées benthiques		
Acetabularia mediterranea	1,2	Apel et al., 1975
Bryopsis sp.	1,37	Yokohama et Misonou, 1980
Bryopsis plumosa	1,71	Keast & Grant, 1976
Caulerpa cactoides	1,62	Anderson et al., 1980
Caulerpa longifolia	1,47	Keast & Grant, 1976
Cladophora sp.	1,80	Yokohama, 1973
Cladophora wrightiana	1,30	Yokohama, 1973
Codium fragile	1,50	Benson & Coob, 1981
Codium fragile	1,23	Yokohama et Misonou, 1980
Enteromorpha compressa	1,85	Yokohama et Misonou, 1980
Monostroma nitidum	2,13	Yokohama et Misonou, 1980
Ulva fenestrata	1,09-1,71	Titlyanov, 1978
Ulva lactuca	1,49-2,12	Ramus et al., 1976
Ulva olivascens	1,12-1,38	Levavasseur, 1980
Chlorophycées du phytoplancton marin		
Chlorella salina	1,41	Riley & Segar, 1969
Chlorella capsulata	1,74	Wood, 1979
Dunaliella tertiolecta	1,12	Jeffrey, 1968
Nannochloris atomus	2,02	Jeffrey, 1961
Pedinomonas atomus	1,79	Ricketts, 1966
Chlorophycées d'eau douce		
Chlorella sp.	2,80	Nakamura et al., 1976
Scenedesmus obliquus	3,00	Nakamura et al., 1976
Phanérogames marins		
Zostera marina	2,85	Lavavasseur, (non publié)
Heterozostera tasmanica	2,94	Keast & Grant, 1976

B) PHÉOPHYCOPHYTES et BACILLARIOPHYCÉES (Chl.a/Chl.c)

Phéophycées		
Colpomenia sinuosa	8,09	Jeffrey, 1972
Cystoseira baccata	5	Giraud, 1983
Fucus vesiculosus	19	Ramus, 1983
Fucus vesiculosus (culture)	14	Giraud, 1983
Laminaria saccharina	5,90	Alberte et al., 1981
Macrocystis integrifolia	4,00	Smith et al., 1983
Dictyota dichotoma	7,80	Ramus, 1983
Bacillariophycées		
Chaetoceros danicum	3,2	Perry et al., 1981
Chaetoceros gracile	4,2-6,2	Perry et al., 1981
Pheodactylum tricornutum	5,83	Caron, 1983
Skeletonema costatum	4,88	Jeffrey, 1972
Skeletonema costatum	4,73	Neveux, 1982

C) RHODOPHYCOPHYTES (R-PE/Chl.a)

Acrochaetium daviesii	14,91	Van der Velde, 1977
Acrochaetium virgatulum	5,04	Van der Velde, 1977
Ceramium rubrum	4,18	Van der Velde, 1977
Corallina mediterranea	1.47-6,60	Levavasseur, 1977
Corallina officinalis	4.47-7,43	Levavasseur, 1977
Dasya pedicellata	8,59	Van der Velde, 1977
Dumontia incrassata	6,10	Van der Velde, 1977
Eucheuma isiforme	3,5-20	Moon & Dawes, 1976
Gracilaria compressa	7,76	Calabrese & Felicini, 1973
Gracilaria tikvahiae	6,4	Ramus & van der Meer, 1983
Gracilaria tikvahiae	3,75-18,00	Bird et al., 1982
Gracilaria foliifera	5,45	Rosenberg & Ramus, 1982
Polyides rotundus	6,35	Levavasseur, 1977

mises en évidence dans cette étude, entre le rapport Chla/Chlc et l'environnement lumineux.

De toutes façons, la diminution du rapport Chla/Chlc lorsque l'éclairement diminue, ne constitue pas une règle générale (NEVEUX, 1982). Certaines Diatomées et Chrysophycées présentent une hausse ou une stabilité de leur rapport Chla/Chlc en fonction de ce facteur (PERRY et al., 1981).

Pour une espèce donnée, les variations du rapport Chla/Chlc apparaissent moins marquées que celles concernant le rapport Chla/Chlb des Chlorophycées. Or chez les Phéophycées et les Diatomées, deux types de complexes collecteurs d'énergie ont été mis en évidence : un complexe Chla-Chlc et un complexe fucoxanthine-Chla (GUSTAFSON et al., 1979; BARRETT & ANDERSON, 1980; ALBERTE et al., 1981) et il est permis de penser que la photoadaptation de ces algues affecte essentiellement ce dernier type de complexe antennaire.

Les valeurs du rapport R-PE/Chla obtenues sur notre échantillonnage sont variables d'une espèce à l'autre et soulignent l'importance de la phycoerythrine vis-à-vis de la Chla chez les Rhodophycées. Le tableau II, C permet de les situer par rapport à d'autres travaux. Ainsi, nos valeurs s'inscrivent dans la fourchette indiquée par les différents auteurs. Pour une même espèce, de grandes variations du rapport R-PE/Chla peuvent être notées. Ces dernières sont essentiellement liées aux conditions d'éclairement dans le milieu naturel (CALABRESE, 1972; LEVAVASSEUR, 1977; RHEE & BRIGGS, 1977) ou expérimental (WAALAND et al., 1974; LAPOINTE et al., 1984).

Pour notre part, nous avons montré antérieurement (LEVAVASSEUR, 1977) que différentes espèces de *Corallina* vivant dans le même biotope présentaient des rapports R-PE/Chla voisins alors que ces mêmes espèces provenant de stations plus ou moins éclairées (zones médiolittorale ou infralittorale), présentaient un rapport R-PE/Chla significativement différent, les espèces de bas niveau possédant un rapport plus élevé.

Ainsi, quelle que soit la Classe considérée, l'importance relative du principal pigment accessoire est, contrairement à la photosynthèse nette, indépendante

de la structure des thalles. En revanche, elle est d'une part largement tributaire des facteurs du milieu, en particulier de l'éclairement, et d'autre part le relief de l'état physiologique des thalles.

L'examen de ces rapports pigmentaires ne constitue qu'une première approche des mécanismes de régulation de l'appareil pigmentaire des algues benthiques vis-à-vis de leur environnement et des incidences sur leur productivité photosynthétique.

Une meilleure compréhension des processus adaptatifs mis en jeu pourra être obtenue par une analyse détaillée (qualitative et quantitative) de la composition pigmentaire des complexes de l'antenne collectrice. Une telle étude, entreprise chez les Chlorophycées (LEVAVASSEUR, 1986), a en effet mis en évidence le rôle joué par l'ensemble des pigments collecteurs.

REMERCIEMENTS :

L'auteur tient à remercier Mme M. JONCOURT pour sa contribution aux dosages pigmentaires et le Dr. A. SOURNIA pour ses conseils et critiques lors de la rédaction du manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALBERTE R.S., FRIEDMAN A.L., GUSTAFSON D.L., RUDNICK M.S. & LYMAN H., 1981 — Light-harvesting systems of brown algae and diatoms. Isolation and characterization of chlorophyll a/c and chlorophyll a/fucoxanthin pigment-protein complexes. *Biochim. Biophys. Acta* 635 : 304-316.

ANDERSON J.M., GOODCHILD D.J. & BOARDMAN N.K., 1973 — Composition of the photosystems and chloroplast structure in extreme shade plants. *Biochim. Biophys. Acta* 325 : 573-585.

ARNON D.I., 1949 — Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.* 24 : 1-15.

BARRETT J. & ANDERSON J.M., 1980 — The P-700 chlorophyll a protein complex and two major light-harvesting complexes of *Acrocarpia paniculata* and other brown seaweeds. *Biochim. Biophys. Acta* 590 : 309-323.

BLIDING C., 1968 — A critical survey of European taxa in Ulvales. II. *Ulva, Ulvaria, Monostroma, Kornmania*. *Bot. Not.* 121 : 539-629.

BOARDMAN N.K., 1977 — Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28 : 355-376.

BRINKHUIS B.H., 1977 — Seasonal variations in salt marsh macroalgae photosynthesis. II. *Fucus vesiculosus* and *Ulva lactuca*. *Mar. Biol.* 44 : 177-186.

BROWN J.S. & RICHARDSON F.L., 1968 — The effect of growth environment on the physiology of algae : Light intensity. *J. Phycol.* 4 : 38-54.

BUESA R.J., 1977 — Photosynthesis and respiration of some tropical marine plants. *Aquat. Bot.* 3 : 203-216.

CALABRESE G., 1972 — Research on red algal pigments. 2/ Pigments of *Petroglossum nicaeense* (Duby) Schotter (Rhodophyceae, Gigartinales) and their seasonal variations at different light intensities. *Phycologia*, 11 : 141-176.

FELDMANN J., 1954 – Inventaire de la flore marine de Roscoff. Suppl. 6. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 152 p.

GUSTAFSON D.L., FRIEDMAN A.L., RUDNIK M.S., LYMAN H. & ALBERTE R.S., 1979 – Light-harvesting pigment protein complexes from algae and diatoms : implications for the organization of the photosynthetic unit. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 156 : 636.

HEOKSEMA B.W. & VAN DEN HOEK C., 1983 – The taxonomy of *Ulva* (Chlorophyceae) from the coastal region of Roscoff (Brittany, France). *Bot. Mar.* 26 : 65-86.

JEFFREY S.W. & HUMPHREY G.F., 1975 – New spectrophotometric equations for determining chlorophyll a, b, c and c_2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 167 : 191-194.

JOHNSTON C.S., 1969 – The ecological distribution and primary production of macrophytic marine algae in the eastern Canaries. *Int. Rev. Gesamten. Hydrobiol.* 54 : 473-490.

KANWISHER J.W., 1966 – Photosynthesis and respiration in some seaweeds. *In* : BARNES H. *some contemporary studies in marine science*. London, Allen & Unwin Ltd., pp. 407-420.

KEAST J.F. & GRANT B.R., 1976 – Chlorophyll a/b ratios in some siphonous green alga in relation to species and environment. *J. Phycol.* 12 : 328-331.

KING R.J. & SCHRAMM W., 1976 – Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. *Mar. Biol.* 37 : 215-222.

LAPOINTE B.E., DAWES C.J. & TENORE K.R., 1984 – Interactions between light and temperature on the physiological ecology of *Gracilaria tikvahiae* (Gigartinales, Rhodophyta). II. Nitrate uptake and levels of pigments and chemical constituents. *Mar. Biol.* 80 : 171-178.

LEVAVASSEUR G., 1977 – *Étude écophysiologique de la composition pigmentaire de quelques Corallinacées.* Rapport D.E.A., Algologie, Univ. Paris VI, 10 p.

LEVAVASSEUR G., 1980 – *Comportement photosynthétique de quelques macrophytes benthiques de la région de Roscoff. Intérêt écophysiologique et incidence sur la productivité.* Thèse Doct. 3ème Cycle, Paris VI, 78 p.

LEVAVASSEUR G., 1986 – *Plasticité de l'appareil pigmentaire des Algues marines macrophytes. Régulations en fonction de l'environnement.* Thèse Doctorat État, Univ. Paris VI, 210 p.

LEVAVASSEUR G. & GIRAUD G., 1982 – Modification de la photosynthèse nette d'une Ulve de Roscoff en fonction de la durée d'éclairement. *Physiol. Vég.* 20 : 143-154.

LITTLER M.M., 1980 – Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae : Tests of a functional form hypothesis. *Bot. Mar.* 23 : 161-165.

LITTLER M.M. & ARNOLD K.E., 1982 – Primary productivity of marine macroalgal functional form groups from southwestern North America. *J. Phycol.* 18 : 307-311.

LITTLER M.M. & LITTLER D.S., 1980 – The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae : Field and laboratory tests of a functional model. *Amer. Naturalist* 116 : 25-44.

LITTLER M.M. & LITTLER D.S., 1981 – Intertidal macrophyte communities from pacific Baja California and the upper Gulf of California : relatively constant vs. environmentally fluctuating systems. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 4 : 145-158.

LITTLER M.M. & LITTLER D.S., 1984 – Relationships between macroalgal functional form groups and substrate stability in a subtropical rocky-intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 74 : 13-34.

LITTLER M.M. & MURRAY S.N., 1974 – The primary productivity of marine macro-

phytes from a rocky intertidal community. *Mar. Biol.* 27 : 131-135.

LITTLER M.M. & MURRAY S.N., 1977 – Influence of domestic wastes on the structure and energetics of intertidal communities near Wilson Cove San Clemente Island. *California water resources Center. Technical Completion report Contribution*, 164 : 1-88.

LITTLER M.M., LITTLER S.N. & TAYLOR P.R., 1983 – Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system : functional form groups of marine macroalgae. *J. Phycol.* 19 : 229-237.

MANN K.H., 1973 – Seaweeds : their productivity and strategy for growth. *Science, N.Y.* 182 : 975-981.

MATTOX K.R. & STEWART K.D., 1984 – Classification of the green algae : a concept based on comparative cytology. *In* : IRVINE D.E.G. & JOHN D.M., *Systematics of the green algae.* Academic Press, London, pp. 29-72.

MEEKS J.C., 1974 – Chlorophylls. *In* : STEWART W.D.P., *Algal Physiology and Biochemistry.* Oxford, Blackwell Scientific, pp. 161-175.

NAKAMURA K., OGAWA T. & SHIBATA K., 1976 – Chlorophyll and peptide compositions in the two photosystems of marine green algae. *Biochim. Biophys. Acta*, 423 : 227-236.

NEVEUX J., 1982 – *Pigments du phytoplancton. Composition et activité photochimique des chlorophylles. Signification écologique de la fluorescence in vivo de la chlorophylle a.* Thèse Doctorat État, Paris VI, 146 p.

O'CARRA P., 1965 – Purification and N-terminal analysis of algal biliproteins. *Biochem. J.* 94 : 171-174.

PERRY M.J., TALBOT M.C. & ALBERTE R.S., 1981 – Photoadaptation in marine phytoplankton : response of the photosynthetic unit. *Mar. Biol.* 62 : 91-101.

RABINOWITCH E.I., 1945 – *Photosynthesis.* Vol. 1. Inter Science, New York, 595 p.

RAMUS J., 1981 – The capture and transduction of light energy. *In* : LOBBAN C.S. & WYNNE M.J., *The Biology of Seaweeds. Botanical Monographs*, Vol. 17, Blackwell Scientific Publications, pp. 458-492.

RAMUS J., BEALE S.I., MAUZERALL D. & HOWARD K.L., 1976a – Changes in photosynthetic pigment concentration in seaweeds as a function of water depth. *Mar. Biol.* 37 : 223-229.

RAMUS J., BEALE S.I. & MAUZERALL D., 1976b – Correlation of changes in pigments contents with photosynthetic capacity of seaweeds as a function of water depth. *Mar. Biol.* 37 : 231-238.

REVIERS De B., 1982 – Détermination des espèces du genre *Ulva* de la région de Roscoff (synthèse bibliographique sommaire). *Bull. Trim. SESA*, 55 : 9-11.

REVIERS De B., 1984 – Contribution à la taxinomie des Ulves de Roscoff. *Bull. Trim. SESA*, 59 : 4-6.

RHEE C. BRIGGS W.R., 1977 – Some responses of *Chondrus crispus* to light. I. Pigmentation changes in the natural habitat. *Bot. Gaz.*, 138 : 123-127.

ROSENBERG G. & RAMUS J., 1982 – Ecological growth strategies in the seaweeds *Gracilaria foliifera* (Rhodophyceae) and *Ulva* sp. (Chlorophyceae) : Photosynthesis and antenna composition. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 8 : 233-241.

STRAIN H.H., COPE B.T. & SVEC W.A., 1971 – Procedures for the isolation, identification, estimation and investigation of the chlorophylls. *In* : SAN PIETRO A., *Methods in Enzymology*, XXIII Academic Press, New-York & London, pp. 452-476.

WAALAND J.R., WAALAND S.D. & BATES G., 1974 – Chloroplast structure and pigment

composition in the red alga *Griffithsia pacifica*. Regulation by light intensity. *J. Phycol.* 10 : 193-199.

WALLENTINUS I., 1978 — Productivity studies on Baltic macroalgae. *Bot. Mar.* 21 : 365-380.

WOOD A.M., 1979 — Chlorophyll a:b ratios in marine planktonic algae. *J. Phycol.* 15 : 330-332.

YOKOHAMA Y., 1973 — Photosynthetic properties of marine benthic green algae from different depths in the coastal area. *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 21 : 70-75.

YOKOHAMA Y. & MISONOU T., 1980 — Chlorophyll a to b ratio in marine benthic green algae. *Jap. J. Phycol.* 28 : 219-223.

ZAVODNICK N., 1973a — Seasonal variations in rate of photosynthetic activity and chemical composition of the littoral seaweeds common to north Adriatic. Part I. *Fucus virsoides* (Don.) J. Ag. *Bot. Mar.*, 16 : 155-165.

ZAVODNIK N., 1973b — Seasonal variations in rate of photosynthetic activity and chemical composition of the littoral seaweeds common to north Adriatic. Part II. *Wrangiella penicillata* C. Ag. *Bot. Mar.* 16 : 166-170.

LA TÉTRASPOROGENÈSE ET LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DES PALMARIALES (RHODOPHYTA) : UNE NOUVELLE INTERPRÉTATION

Francis MAGNE*

RÉSUMÉ. — Un examen des étapes de la tétrasporogenèse chez *Palmaria palmata* conduit à proposer pour cette espèce une nouvelle interprétation du cycle de développement : la génération issue du zygote serait un carposporophyte et non un tétrasporophyte comme on le pensait jusque-là. Les carposporocystes produits ne libèrent pas leur carpospore et celle-ci se développe in situ en un tétrasporophyte constitué seulement de deux cellules : un tétrasporocyste et sa cellule-pied. Le cycle du *Rhodophysema elegans* diffère du précédent en ce que le carposporophyte est absent, le zygote se transformant en un carposporocyste dont le contenu produit, là encore, un tétrasporophyte bicellulaire.

Différentes implications de cette interprétation sont commentées : l'originalité du carposporophyte autotrophe, indépendant et semblable au gamétophyte de *Palmaria*; l'absence de carposporophyte chez *Rhodophysema;* les appuis que l'ensemble des faits apporte aux hypothèses relatives à l'évolution du cycle de développement chez les Rhodophycées; l'aide, que l'on peut espérer de l'étude des parois en microscopie électronique, pour la compréhension de certains types de cycle.

SUMMARY. — Considering the pattern of tetrasporogenesis in *Palmaria palmata*, a new scheme for its life history is proposed : the generation formed by the development of the zygote is not a tetrasporophyte as what was previously thought, but a carposporophyte. In that view, what is usually considered a tetrasporocyst mother-cell is a carposporocyst producing no carpospore, but a two-celled parasitic tetrasporophyte composed of a tetrasporocyst and its foot-cell. Compared to this, life history of *Rhodophysema elegans* is different; there is no carposporophyte, the zygote being transformed directly into a carposporocyst producing a two-celled tetrasporophyte.

Consequences of this new proposal are discussed.

The thallus of *Palmaria*, thus indirectly producing tetraspores, appears in that view as the first example of a fully developed carposporophyte, which is also morphologically and physiologically independent.

The existence of such a variability in carposporophyte development among the Palmariales would confirm FELDMANN's hypothesis assuming that life history of primitive Rhodophyta was composed of three similar free generations. Moreover it supports precedent MAGNE's proposals on the actual different types of life history which could have originated in such a primitive situation, each generation showing a tendency to morphological regression and parasitical adaptations shortening.

* Laboratoire de Biologie végétale marine, 7 quai Saint-Bernard, 75252 Paris Cedex 05.

The two-celled and carposporocyst-included tetrasporophyte of *Palmaria* could be considered [illegible] the antepenultian step of an evolutionary process that have ended in the carpotetrasporocysts of the *Liagora tetrasporifera*-type species in the Nemaliales.

Ultrastructural observations on cell walls of these carpotetrasporocysts and of other cells similarly involved in reduced life cycles could provide, as in the tetrasporogenous apparatus of *Palmaria*, important and significative data. Consequences of this new proposal are discussed.

MOTS-CLÉS : tétrasporogenèse, cycle de développement, *Palmaria palmata*, Palmariales, Rhodophyceae.

L'intérêt porté actuellement aux Rhodophycées regroupées dans l'ordre des Palmariales est motivé essentiellement par les caractères de leur tétrasporogenèse et de leur cycle de développement, bien connus maintenant chez l'espèce-type *Palmaria palmata* (L.) O. Kuntze.

Leur tétrasporogenèse, étudiée chez cette espèce déjà par WESTBROOK (1928) puis à l'aide de la microscopie électronique par PUESCHEL (1979), se déroule à partir d'une cellule corticale du thalle. Celle-ci grossit et son contenu subit une division péricline; des deux cellules formées, la plus distale devient un tétrasporocyste et l'autre sa cellule-pied, susceptible de le régénérer après libération de ses tétraspores (Figure 1, 1 à 6). C'est l'existence de cette cellule-pied régénératrice qui a servi d'argument à GUIRY (1974) pour retirer cette espèce du genre *Rhodymenia* où, sous le nom de *Rhodymenia palmata* (L.) Grev., on la plaçait jusqu'alors, et pour en faire le type du genre *Palmaria* et de la famille des Palmariacées regroupant, outre ce genre, les genres *Halosaccion* Kützing, *Leptosarca* Gepp et Gepp et *Devaleraea* Guiry chez qui la tétrasporogenèse présente les mêmes caractères. Par la suite, a même été créé pour les accueillir, l'ordre des Palmariales (GUIRY *in* GUIRY et IRVINE, 1981).

Leur cycle de développement, jusque-là mystérieux, a été élucidé peu après par VAN DER MEER et TODD (1980), également chez *Palmaria palmata*. De cette espèce, on ne connaît dans la nature que des gamétophytes mâles et des individus morphologiquement semblables à eux et produisant des tétraspores. Or VAN DER MEER et TODD ont obtenu, à partir des tétraspores, des gamétophytes de deux sortes : des gamétophytes mâles identiques à ceux de la nature et des gamétophytes femelles sub-microscopiques, formés d'un simple disque pseudo-parenchymateux portant des carpogones insérés directement, c'est-à-dire sans l'intermédiaire d'un rameau carpogonial. Après fécondation, le zygote obtenu se développe rapidement en une fronde de grande taille qui recouvre et fait disparaître le gamétophyte femelle, produit des tétraspores et correspond au tétrasporophyte de la nature. Ce développement s'effectue apparemment sans que se forme aucun carposporophyte.

Ce dernier trait, ainsi que l'absence de rameau carpogonial, venant s'ajouter aux particularités de l'appareil sporogène, ont été retenus comme de bons caractères distinctifs des Palmariales, aptes à figurer dans la définition de cet ordre tandis que la découverte de caractères semblables chez d'autres représen-

tants : *Devaleraea ramentacea* (L.) Guiry (VAN DER MEER, 1981, sous le nom de *Halosaccion ramentaceum* (L.) J. Ag.), *Halosaccion americanum* I.K. Lee (MITMAN et PHINNEY, 1985) et d'autres espèces de *Palmaria* (HAWKES et SCAGEL, 1986), ne fait que renforcer cette position. Enfin, l'étude de l'ultrastructure de l'appareil synaptique a montré qu'il est, chez ces algues, d'un type constant et distinct de celui des Rhodyméniales auxquelles on les rapportait auparavant (PUESCHEL et COLE, 1982).

Il faut toutefois reconsidérer le déroulement de la tétrasporogenèse. Pour GUIRY (1974) et GUIRY et IRVINE (1981), les tétrasporocystes de *Palmaria* distinguent ce genre (et les Palmariales dans leur ensemble) des autres Rhodophycées parce qu'ils sont portés par une cellule-pied capable d'en assurer la régénération. Mais en fait on connaît déjà des Rhodophycées sans lien avec les Palmariales et qui présentent cependant elles aussi des sporocystes susceptibles de régénérer à partir de la cellule qui les porte, et même cette dernière peut être différenciée comme c'est le cas chez certains *Galaxaura* (SVEDELIUS, 1942) ainsi que chez l'*Acrochaetium polyidis* Rosenvinge (MAGNE et ABDEL RAHMAN, 1983). La présence d'une cellule-pied, serait-elle régénératrice, ne peut donc être retenue comme un caractère distinctif des Palmariales.

En vérité, ce qui fait l'originalité de l'appareil sporogène des Palmariales, c'est que l'ensemble tétrasporocyste + cellule-pied s'individualise au sein d'une cellule : PUESCHEL (1979) a bien montré que cette individualisation se fait aux dépens du contenu protoplasmique uniquement, et que la paroi de la cellule-mère n'est pas impliquée dans la genèse des parois des cellules-filles dont elle reste constamment distincte. HAWKES et SCAGEL (1986, p. 1150) ont noté cette particularité et montré qu'on ne doit pas confondre les cellules-pied «palmarialéennes» - qui sont, avec leur tétrasporocyste, enfermées dans la cavité de leur cellule-mère — et les cellules-pieds «acrochaetialéennes» qui au contraire ne sont pas incluses. Mais la remarque la plus importante à propos de cette paroi qui englobe tétrasporocyste et cellule-pied, est due à PUESCHEL (*o. c.*). Ce dernier a en effet mis en évidence, chez *Palmaria palmata*, qu'elle présente les mêmes caractères de réactivité que la surface (cuticule) du thalle, ce qui suffit pour distinguer la cellule qu'elle délimite de toutes les autres cellules qui l'entourent.

Cette remarque nous conduit à considérer que l'appareil sporogène, c'est-à-dire l'ensemble sporocyste + cellule-pied, entouré d'une paroi commune de nature cuticulaire, représente un thalle limité à deux cellules. Ce thalle, producteur de tétraspores, est un tétrasporophyte; il dérive d'une cellule originelle qui est une carpospore; celle-ci est produite par un carposporocyste dont la paroi squelettique subsiste à maturité et constitue la limite du thalle tétrasporophytique. Nous proposons donc, pour le cycle de développement de *Palmaria*, l'interprétation suivante :

Alors que le gamétophyte mâle atteint un développement normal, le gamétophyte femelle reste extrêmement petit; après fécondation, le zygote se développe en un carposporophyte d'abord parasite mais qui devient rapidement autotrophe et autonome et présente les mêmes caractères de taille, de forme et de structure

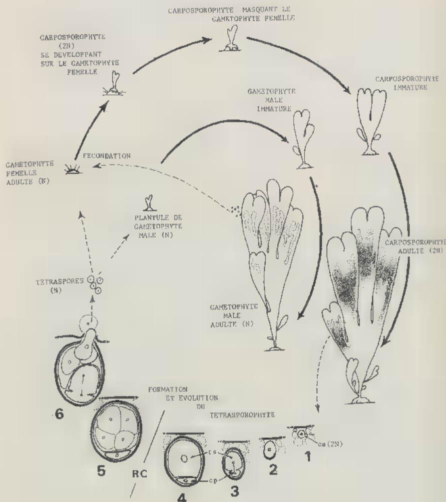


Figure 1. — Cycle de développement de *Palmaria palmata* (partiellement inspiré de VAN DER MEER et TODD, 1980).

1 - Formation d'un carposporocyste ca. 2 - La paroi du carpospsporocyste se modifie: elle devient de nature tétrasporophytique. 3 - Le contenu du carposporocyste (= carpospore) se divise pour donner un tétrasporocyste ts et une cellule pied cp. 4 - Tétrasporophyte constitué. 5 - Contenu du tétrasporocyste ayant formé 4 tétraspores après réduction chromatique RC. 6 - Libération des tétraspores et régénération (en cours) d'un nouveau tétrasporocyste à partir de la cellule-pied.

végétative que le gamétophyte mâle; les carpospores produites ne sont pas libérées; elles se développent dans les carposporocystes en formant chacune un très petit tétrasporophyte de deux cellules seulement dont l'une est un tétrasporocyste. Ainsi, chez *Palmaria* (et de même chez *Devaleraea* et *Halosaccion*) il existe bien un carposporophyte, contrairement à l'opinion généralement admise jusqu'ici, et celui-ci est représenté par le thalle que l'on considérait jusque là comme le tétrasporophyte.

Aux quatre genres cités ci-dessus constituant à l'origine l'ordre des Palmariales, on a proposé à diverses occasions d'en adjoindre d'autres (voir HAWKES et SCAGEL, 1986, pour revue). Les espèces qui les représentent sont insuffisamment connues, à l'exception toutefois de *Rhodophysema elegans* (Crn. et Crn. ex J. Ag.) Dixon, dont De CEW et WEST (1982) ont fait connaître le cycle de développement. Selon ces auteurs, l'espèce est représentée dans la nature par des gamétophytes bisexués. Après fécondation, le zygote grossit, s'allonge en massue, puis son contenu se divise transversalement pour donner deux cellules superposées qui restent incluses dans la paroi de la cellule-mère. La cellule distale devient un tétrasporocyste et la cellule basale, la cellule-pied de celui-ci; cette dernière est en outre régénératrice comme chez *Palmaria*. L'appareil tétrasporogène est donc semblable à celui de *Palmaria palmata* et ce caractère, joint à celui que constitue l'absence de rameau carpogonial, a conduit les auteurs à proposer le transfert du genre *Rhodophysema*, de l'ordre des Cryptonémiales où la plupart l'ont jusqu'à présent rangé, dans celui des Palmariales. Bien que l'étude ultrastructurale de l'appareil synaptique de *Rhodophysema elegans* ait montré qu'il est du même type que celui de *Palmaria* (PUESCHEL et COLE, 1982), apportant ainsi un argument de plus au traitement systématique proposé par DeCEW et WEST, ce transfert fait encore l'objet de discussion (cf. HAWKES et SCAGEL, 1986, p. 1148). Le cycle de cette espèce diffère profondément de celui de *Palmaria* tel qu'il vient d'être interprété ici, en ce qu'un carposporophyte, qui d'ordinaire se forme à partir du zygote, n'apparaît pas ici. Le zygote se comporte alors comme un carposporocyste de *Palmaria*, son contenu (carpospore) se transformant en un tétrasporophyte constitué de deux cellules.

DISCUSSION

L'interprétation proposée ici pour le cycle des Palmariales appelle de nombreux commentaires dont on ne retiendra que les plus importants.

Le cas de *Palmaria palmata* montre, outre un appareil tétrasporogène constitué de deux cellules et assimilé à un tétrasporophyte, un carposporophyte semblable à un gamétophyte. C'est le premier cas connu et, plus important, cela signifie qu'un carposporophyte peut être représenté par un thalle pleinement développé, autotrophe et indépendant; dès lors, l'hypothèse avancée par FELDMANN (1952) selon laquelle, chez les Rhodophycées primitives, les trois générations qui se succèdent dans le cycle ont dû être indépendantes et semblablement développées, devient tout à fait plausible.

Le cas du *Rhodophysema elegans* montre que, à l'opposé, le carposporophyte peut être absent. On rencontre donc, chez l'ensemble des espèces regroupées dans l'ordre des Palmariales, les deux termes extrêmes d'une série caractérisée par le degré de développement du carposporophyte, alors que dans les autres ordres de Rhodophycées on n'en connaît que des termes intermédiaires, le carposporophyte y étant partout constamment parasite et dans un état de développement toujours très restreint.

De tels termes intermédiaires existent cependant aussi chez des formes rapportées aux Palmariales, comme le *Coriophyllum expansum* Setchell et Gardner considéré comme tel par PUESCHEL et COLE (1982). Il existe en effet chez cette espèce, selon DeCEW (1983) qui l'a étudiée, des filaments intrusifs qui naissent du zygote et portent à terme des appareils sporogènes semblables à ceux de *Palmaria*. Il ne fait pas de doute que ces filaments doivent, dans l'hypothèse proposée ici, être interprétés comme un carposporophyte réduit et parasite.

Les différents degrés de développement du carposporophyte, à la fois chez les Palmariales et chez les autres Rhodophycées, ainsi que son état de vie libre chez *Palmaria* et de vie parasitaire chez les autres, peuvent se comprendre comme le résultat d'une évolution plus ou moins poussée à partir de formes primitives à carposporophyte indépendant et développé à l'égal des autres générations, telles que celles imaginées par FELDMANN et rappelées plus haut. Le mécanisme de cette évolution, évoqué déjà (MAGNE, 1972, 1982), aurait comporté la mise en œuvre de deux tendances pouvant frapper n'importe laquelle des générations, et en particulier le carposporophyte; l'une de ces tendances conduirait la génération considérée à s'implanter sur celle qui la précède dans le cycle, l'autre à subir une réduction plus ou moins poussée, l'intervention simultanée des deux n'étant pas à exclure. Une telle hypothèse semble mieux rendre compte de l'ensemble des faits que l'alternative, intéressante mais encore insuffisamment étayée, proposée tout récemment par GUIRY (1987).

Il est vraisemblable que l'état, à la fois minuscule et inclus, du tétrasporophyte des espèces rassemblées dans les Palmariales, est lui aussi l'aboutissement d'une évolution comparable à celle qu'a dû subir le carposporophyte, bien que les algues de cet ordre ne nous présentent actuellement qu'une seule des étapes de celle-ci et ne permettent pas sa reconstitution. Là encore, l'avenir nous réserve peut-être la découverte, chez certaines espèces mal connues, de stades intermédiaires. On peut supposer que cette évolution, qui a frappé l'appareil végétatif du tétrasporophyte, n'est pas terminée. Elle pourrait en effet se poursuivre par la suppression de la mitose que subit la carpospore. Si cette mitose venait à disparaître, la carpospore se transformerait directement en un tétrasporocyste occupant la cavité du carposporocyste; on serait alors parvenu au stade évolutif représenté par les Némaliales à carpotétraspores, dont les carpotétrasporocystes peuvent être interprétés de cette façon (WEST, 1969; MAGNE, 1972).

On a vu plus haut le parti qu'il a été possible de tirer des excellentes électronographies de PUESCHEL (1979). Le texte correspondant permet une analyse

plus fine encore des préparatifs de la tétrasporogenèse. Il nous apprend en effet que, à leur début, les «sporangial initials» (pour nous, les carposporocystes) ne se distinguent pas des cellules environnantes; ceci ne saurait maintenant surprendre, puisque, dans le cadre de l'hypothèse soutenue ici, les unes et les autres sont de même nature (carposporophytique). Mais ensuite, elles grossissent, et surtout ceci s'accompagne chez elles d'un dépôt de substance pariétale beaucoup plus dense que la matrix intercellulaire adjacente; ce dernier phénomène semble pouvoir s'interpréter comme une première manifestation d'activité de la carpospore en train de constituer un tétrasporophyte. De toute façon, que l'on adopte ou non cette interprétation, il se dégage de ces particularités le fait que les parois squelettiques sont susceptibles de conserver des vestiges d'organes ou même de générations que l'évolution a fait disparaître. A plusieurs reprises déjà (1972, 1982), nous avons été amené à supposer qu'une seule cellule pouvait, à la suite d'une évolution régressive poussée, représenter une génération disparue; c'est ainsi qu'on peut reconnaître au carpotétrasporocyste des Némaliales de type *Liagora tetrasporifera* déjà cité en exemple ci-dessus, la signification, simultanément, d'un carposporocyste, de la carpospore qu'il contient, du tétrasporophyte que celle-ci aurait dû engendrer et enfin de l'unique tétrasporocyste produit par ce dernier. Chez les carpotétrasporocystes de ces Némaliales particulières, ainsi que chez le zygote en cours d'évolution du *Rhodophysema elegans*, du *Rhodochorton subimmersum* S. et G. (LEE et KUROGI, 1978) et aussi des Phyllophoracées à tétrasporoblaste, il serait intéressant de rechercher, par les moyens de la microscopie électronique, s'il ne subsiste pas au niveau des parois cellulaires, comme chez l'appareil sporogène de *Palmaria*, des vestiges de ces générations disparues.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DeCEW T.C., 1983 – *Culture studies in the Hildenbrandiales, Cryptonemiales, Gigartinales and Palmariales (Rhodophyta)*. Ph. D. Thesis, Berkeley (cité d'après GUIRY, 1987).

DeCEW T.C. et WEST J.A., 1982 – A sexual life history in *Rhodophysema* : a re-interpretation. *Phycologia* 21 (1) : 67-74.

FELDMANN J., 1952 – Les cycles de reproduction des algues et leurs rapports avec la phylogénie. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 13 : 1-39.

GUIRY M.D., 1974 – A preliminary consideration of the taxonomic position of *Palmaria palmata* (L.) Stack. (= *Rhodymenia palmata* (L.) Grev.). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 54 : 509-528.

GUIRY M.D. , 1987 – The evolution of life history types in the Rhodophyta : an appraisal. *Cryptogamie, Algologie* 8 (1) : 1-12.

GUIRY M.D. et IRVINE D.E.G., 1981 – A critical reassessment of intraordinal classification in the Rhodymeniales. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 8 : 106-111.

HAWKES M.W. et SCAGEL R.F., 1986 – The marine algae of British Columbia and northern Washington : Rhodophyta, Rhodophyceae, Palmariales. *Canad. J. Bot.* 64 : 1148-1173.

LEE Y.P. et KUROGI M., 1978 — Sexual reproductive structures and postfertilization in *Rhodochorton subimmersum* S. et G. *Jap. J. Phycol.* 26 : 115-119.

MAGNE F., 1972 — Le cycle des Rhodophycées et son évolution. *Bull. Soc. Bot. France, Mém.* 1972 : 247-268.

MAGNE F., 1982 — On two new types of life history in the Rhodophyta. *Cryptogamie, Algologie* 3 (4) : 265-271.

MAGNE F. et ABDEL RAHMAN M.H., 1983 — La nature exacte de l'*Acrochaetium polyidis* (Rhodophyceae, Acrochaetiales). *Cryptogamie, Algologie* 4 (1-2) : 21-35.

MITMAN G.C. et PHINNEY H.K., 1985 — The development and reproductive morphology of *Halosaccion americanum* (Rhodophyta, Palmariales). *J. Phycol.* 21 (4) : 578-584.

PUESCHEL C.M., 1979 — Ultrastructure of tetrasporogenesis in *Palmaria palmata* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 15 : 409-424.

PUESCHEL C.M. et COLE K.M., 1982 — Rhodophycean pit plugs : an ultrastructural survey with taxonomic implications. *Amer. J. Bot.* 69 (5) : 703-720.

SVEDELIUS N., 1942 — Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Galaxaura*, eine diplobiontische Nemalionales-Gattung. *Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal.*, ser. IV, 13 : 1-154.

VAN DER MEER J.P., 1981 — The life history of *Halosaccion ramentaceum*. *Canad. J. Bot.* 59 (4) : 433-436.

VAN DER MEER J.P. et TODD E.R., 1980 — The life history of *Palmaria palmata* in culture. A new type for the Rhodophyta. *Canad. J. Bot.* 58 (11) : 1250-1256.

WEST J.A., 1969 — The life histories of *Rhodochorton purpureum* and *R. tenue* in culture. *J. Phycol.* 5 : 12-21.

WESTBROOK M.A., 1928 — Contribution to the cytology of tetrasporic plants of *Rhodymenia palmata* and some other Florideae. *Ann. Bot. London*, 42 : 149-172.

Cryptogamie, Algologie 1987, 8 (4) : 281-300

OBSERVATIONS SUR QUELQUES ESPÈCES DU GENRE *CENTROCERAS* (CERAMIACEAE, RHODOPHYTA)

Françoise ARDRÉ*

RÉSUMÉ. – *«Centroceras miniatum» (sic)* Yamada (*sensu* ITONO, 1977) a été récolté à la Guadeloupe (Antilles françaises). La même algue a été retrouvée dans deux autres collections provenant des Iles Marshall (coll. Dawson) et d'Hawaï (coll. Magruder). La comparaison de cette algue avec divers matériels du *Centroceras minutum* Yamada (1944) et du *Centroceras apiculatum* Yamada (1944) provenant du Pacifique (dont leurs holotypes) aboutit à la conclusion que le *«Centroceras miniatum» (sic)* Yamada (*sensu* ITONO, 1977) doit être désigné comme une espèce nouvelle, *Ceramium itonoi* sp. nov. qui, par conséquent, est présente non seulement dans le Pacifique mais aussi dans l'Atlantique. Les descriptions du *Centroceras minutum* et du *Centroceras apiculatum* ont pu être confirmées et complétées. Le *C. minutum* ne paraît être qu'une des formes du *Centroceras clavulatum* (C. Ag.) Montagne, espèce reconnue comme étant très polymorphe. Le *C. apiculatum* ne peut être confondu avec le *Centroceras bellum* Setchell et Gardner, contrairement à la suggestion de Yamada; par contre, il présente certaines ressemblances avec le *Ceramium howei* Weber v. Bosse, mais une étude complémentaire de cette dernière espèce serait nécessaire avant de décider si elle est ou non distincte du *C. apiculatum*. Enfin, le *Ceramiella atlantica* Joly et Ugadim (1963) du Brésil doit être confondu avec le *C. apiculatum*, ce qui élargit à l'Atlantique la répartition de cette espèce.

ABSTRACT. – *«Centroceras miniatum» (sic)* Yamada (*sensu* ITONO, 1977) was collected in Guadeloupe (French West Indies). The same alga was also found in two other collections from the Marshall Islands (coll. Dawson) and from Hawaii (coll. Magruder). A comparison of this alga to some Pacific materials (including holotypes) of *Centroceras minutum* Yamada (1944) and *Centroceras apiculatum* Yamada (1944) leads to the conclusion that *«Centroceras miniatum» (sic)* Yamada (*sensu* ITONO, 1977) must be considered a new species, *Ceramium itonoi* sp. nov., with a distribution then including not only the Pacific Ocean but also the Atlantic Ocean. The descriptions of *Centroceras minutum* and *Centroceras apiculatum* were confirmed and supplemented. *C. minutum* seems to be only a morphological variation of *Centroceras clavulatum* (C. Ag.) Montagne, which is known to be very polymorphic. In contradiction with Yamada's suggestion, *C. apiculatum* cannot be confused with *Ceramium bellum* Setchell et Gardner; however, *C. apiculatum* shows some similarities with *Ceramium howei* Weber v. Bosse, but a detailed study of this last species would be necessary before deciding whether or not it is really distinct from *C. apiculatum*. Finally, *Ceramiella atlantica* Joly et Ugadim (1963) from Brazil must be included in *C. apiculatum*, enlarging the distribution of this Pacific species to the Atlantic Ocean.

MOTS CLÉS : Rhodophyta, Ceramiaceae, *Centroceras*, *Ceramium*, *Ceramium itonoi* sp. nov., morphologie, Pacifique, Atlantique.

*Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12 rue Buffon, 75005 Paris, France. – U.A. n° 257 (C.N.R.S.).

INTRODUCTION

Quelques thalles stériles d'une espèce délicate de Céramiacée du genre *Ceramium* ou du genre *Centroceras* ont été récoltés à la Guadeloupe (Antilles françaises). Ses caractères végétatifs ne correspondent à aucune espèce atlantique, même tropicale (WYNNE, 1986) de ces deux genres mais, par contre, ils permettent de la rapporter avec certitude à l'espèce du Pacifique, *Centroceras minutum* Yamada (1944), telle qu'elle est décrite par ITONO (1977) sous le nom de «*Centroceras miniatum*» *(sic)* Yamada.

Cependant, l'excellente description donnée par ITONO n'est pas conforme à la description princeps de cette espèce. Celle-ci, peu détaillée, fournit pourtant un caractère important non mentionné par ITONO : «ad nodos 8 spinis 2-articulatis ornatis» (YAMADA, 1944, p. 42).

Cette ambiguïté sur la présence ou l'absence d'épines existait déjà chez plusieurs auteurs qui ont mentionné le *Centroceras minutum* : DAWSON (1956) figure des épines et précise que son matériel correspond à la description de YAMADA; WOMERSLEY & BAILEY (1970) signalent des épines occasionnelles; ITONO (1973), à propos de la description de sa nouvelle espèce *Centroceras japonicum*, dit «*Centroceras miniatum* ... has spines at the nodes»; ZHENG BAILIN (1980, sous le nom *Centroceras miniatum* Yamada) figure des épines.

Ces contradictions m'ont amenée à examiner, dans le matériel original de l'Atoll de Ant, ainsi que dans celui d'autres régions du Pacifique, non seulement le *Centroceras minutum* Yamada, mais aussi le *Centroceras apiculatum* Yamada, espèce sans épines, ces deux espèces étant souvent trouvées ensemble (YAMADA, loc. cit.), ce qui pourrait laisser supposer qu'elles ont pu être confondues. Ces observations ont eu pour but de déterminer si «*Centroceras miniatum*» Yamada *sensu* Itono, *Centroceras minutum* Yamada et *Centroceras apiculatum* Yamada sont, ou non, spécifiquement distincts.

L'achèvement de cette note a été longtemps différé dans l'attente du prêt, par le Prof. Hiroshi ITONO, du matériel qu'il avait utilisé pour son étude du «*Centroceras miniatum* Yamada» en 1977, ainsi que de celui du *Centroceras japonicum* Itono créé en 1973. Récemment (le 10/07/1987), j'ai eu le regret d'apprendre, par le Dr. Sk. YAMANE, le décès du Professeur ITONO. Dans cette triste circonstance, et malgré l'inconvénient de n'avoir pu examiner le matériel demandé, je me résous à publier cette note.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'algue de la Guadeloupe a été récoltée sur un fragment d'éponge le 8/4/83, sur la côte ouest de Basse-Terre, en plongée, à environ – 8m; le matériel a été fixé dans l'eau de mer formolée à 4 % (FA 83-4-1, PC).

Le matériel du Pacifique provient de plusieurs régions :

– *Centroceras minutum* Yamada - «Atoll of Ant, Ponape, dec. 1939, leg. Y. Yamada» (une préparation microscopique).

– *Centroceras apiculatum* Yamada - «Atoll of Ant, Ponape, dec. 1939, tetrasporic, leg. Y. Yamada» (une préparation microscopique n° 93).

Ces deux préparations sont les seuls échantillons conservés à l'Université d'Hokkaido et doivent représenter le matériel type de ces deux espèces (T. YOSHIDA, in litt.).

– *Centroceras minutum* Yamada - Eniwetok Atoll, Marshall Islands. «Parry Island, near inner margin seaward reef ridge opposite EMBL creeping through lower part of *Jania* turf. August 19, 1955». Coll. E.Y. Dawson 13640a (Herbarium Bishop Museum 498008). (matériel en herbier et dans l'alcool).

– *Centroceras minutum* Yamada - Ibid. «Creeping on *Dictyosphaeria*, Rigili Island, under rocks, a few yards from the margin of the seaward reef at the north end of the island. September 2, 1955». Coll. E. Y. Dawson 14009a (Herb. Bishop Museum 498009). (matériel en herbier).

– *Centroceras apiculata* Yamada - Ibid. «Runit Island, near edge of ocean reef growing with *Wrangelia*. August 26, 1955». Coll. E.Y. Dawson 13941a (Herb. Bishop Museum 501666). (une préparation microscopique et matériel dans l'alcool).

– *Centroceras apiculatum* Yamada - Ibid. Coll. E. Y. Dawson 14016 (Herb. Bishop Museum 499202). (matériel dans l'alcool). Ce matériel n'est pas accompagné de précisions sur la date et le lieu de récolte, mais d'après la liste des localités de récoltes (DAWSON, 1957), il provient de Rigili Island, «seaward reef near edge at north end of island, sept. 2».

– *Centroceras apiculatum* Yamada? - «on the reef crest just west of Black Point, Oahu Hawaii - tetrasporic - June 1986». Coll. W. H. Magruder, WHM 711, det. Magruder. (une préparation microscopique).

– *Centroceras minutum* Yamada - «Sri Lanka, Galbokka Point, Colombo, tetrasporic: 10/11/1964)». Coll. M. J. Wynne, 5A-21. det. Wynne (une préparation microscopique, MICH).

– *Centroceras apiculatum* Yamada - «Maldives, east side of Hulele Island, on *Jania*, 7/11/1964». Coll. M. J. Wynne, 4E-17. det. Wynne. (deux préparations microscopiques, MICH).

Il a été également examiné une espèce du Brésil :

– *Ceramiella atlantica* Joly et Ugadim - «Praia do Sul, Ilha Anchieta, Est S. Paulo, Brasil. Crescendo sôbre rochas na zona das marés. 23 marzo 1963. Isotypus». (Herb. J. Feldmann, PC). (fragments sur lames de mica).

Quelques fragments des thalles conservés dans l'eau de mer formolée (Guadeloupe) ou dans l'alcool (coll. Dawson) ont été colorés au bleu d'aniline.

OBSERVATIONS

«Centroceras miniatum» Yamada *sensu* Itono (1977)

L'algue de la Guadeloupe (Fig. 1-3, 12-18)

La structure de cette algue, en particulier le mode de développement du cortex, est conforme à la description donnée par Itono. Une nouvelle description du développement du cortex, après celle si minutieuse donnée par Itono, me paraît superflue. Une comparaison entre le texte, les dessins d'Itono (fig. 16, L-Q; 39, D-E) et les illustrations de l'algue de la Guadeloupe prouve, à l'évidence, que ces deux algues sont identiques.

En résumé, les axes de l'algue de la Guadeloupe sont en partie fixés sur une éponge, et en partie dressés, mais il n'y a pas lieu de distinguer un système rampant et un système dressé. Le diamètre des axes varie d'environ 80 à 150 µm; il est donc supérieur à celui indiqué par Itono (60-80 µm), mais d'après son dessin (Pl. 16 Q) le diamètre atteint 125 µm. La ramification est pseudodichotome, selon le mode classique; les rameaux secondaires latéraux (ou rameaux adventifs) produits chacun par une péricentrale, tout d'abord par la première péricentrale, sont fréquents, en particulier dans les portions rampantes des thalles. Les péricentrales sont au nombre de six à huit, ce dernier nombre étant le plus fréquent; les rhizoïdes, un ou plusieurs par segment, naissent des péricentrales; contrairement à Itono, je n'ai observé aucun rhizoïde engendré par les cellules corticales; bien développés, ces rhizoïdes sont pluricellulaires et souvent ramifiés à l'apex. Il faut souligner que l'initiale 2 du cortex est sensiblement au même niveau et presque aussi volumineuse que la péricentrale qui l'a engendrée. Les trois filaments corticants descendants, nés de chacune des péricentrales, constituent une couche unistratifiée; ils ne sont généralement pas ramifiés, sauf, rarement, le filament descendant issu de l'initiale 3. Dans les parties jeunes des thalles, les cellules apicales des filaments corticants ascendants, issus de l'initiale 1 et de l'initiale 2, portent parfois des poils hyalins unicellulaires rapidement caducs.

Autres collections examinées

Centroceras apiculatum Yamada, coll. Dawson 14016 (Bishop Museum 499202). (Fig. 4-6, 19-26).

Centroceras apiculatum Yamada?, coll. Magruder WHM 711 (Fig. 27-29).

Ces thalles sont des tétrasporophytes fertiles; ils ne sont mêlés à aucune autre espèce.

Leur structure végétative correspond à celle décrite par Itono et, par conséquent, à celle de l'espèce de la Guadeloupe. Les thalles d'Hawaï, avec parfois dix péricentrales dans les parties bien développées, sont plus robustes que ceux de la Guadeloupe et des Iles Marshall. Le filament corticant descendant issu de l'initiale 3 est assez fréquemment ramifié, plus rarement celui issu de l'initiale 4. Les rameaux fertiles sont un peu plus épais que les stériles: les tétrasporocystes, tétraédriques, produits par les péricentrales, sont en partie immergés dans le

cortex; il y a huit tétrasporocystes par segment (parfois germant *in situ* : coll. Dawson) dans le matériel des îles Marshall, et dix dans celui d'Hawaï.

Centroceras minutum Yamada

Holotype (Fig. 30 pro parte)

La préparation désignée comme holotype renferme en fait deux espèces sous forme de petits fragments en mélange : l'une, abondante, avec épines, est le *C. minutum*; l'autre, rare, sans épines, correspond au *C. apiculatum*.

Cette préparation est épaisse et ne peut être examinée à un fort grossissement; aucun dessin de détail n'a pu être réalisé. Toutefois, quelques parties plus favorables à l'observation permettent de confirmer en partie la description princeps : au niveau des nœuds, 8 à 9 épines bi-cellulaires; au niveau des entrenœuds une cortication unistratifiée de 16 à 18 filaments unisériés, ce qui laisse supposer 8 à 9 péricentrales et 2 filaments corticants descendants produits par chaque péricentrale; je n'ai observé aucun apex.

Autres collections examinées

Centroceras minutum Yamada, coll. Dawson 13640a (Bishop Museum 498008). (Fig. 7, 31 (pro parte), 33)

La coll. Dawson 14009a (Bishop Museum 498009) n'a pas été utilisée; il n'y a été observé aucun *Centroceras*.

Centroceras minutum Yamada, coll. Wynne 5A-21.(Fig. 36, 37).

Centroceras apiculatum Yamada, coll. Wynne 4E-17 (pro parte). (Fig. 34, 35).

Dans la collection Dawson, deux espèces sont en mélange : l'une fréquente, sans épines, qui correspond au *C. apiculatum*; l'autre, avec épines, peu abondante, qui correspond au *C. minutum*. Comme me l'avait signalé M. WYNNE (in litt.) dans une des deux préparations de sa coll. 4E-17, quelques très rares petits fragments de thalles avec épines correspondent aussi au *C. minutum*. Rappelons que Yamada avait signalé avoir trouvé en même temps ces deux espèces, ce dont témoignent les préparations des holotypes du *C. minutum* et du *C. apiculatum*.

La collection Dawson est particulièrement intéressante car le lieu de récolte est relativement voisin de celui des espèces de Yamada. Les thalles, très fragiles, se fractionnent au niveau des nœuds, si bien qu'il est difficile de réaliser une vue d'ensemble. Un seul apex a été observé : il présente une ramification pseudodichotome de type classique; cependant les ramifications secondaires latérales, naissant à partir de péricentrales, sont très fréquentes; les rhizoïdes, nés des péricentrales, sont pluricellulaires. Les péricentrales sont au nombre de huit à douze. La cortication a pu être observée dans des segments peu âgés ce qui permet d'en déduire son mode de développement: une cellule initiale est découpée obliquement au pôle antérieur de la péricentrale; cette initiale se ramifie et l'une des ramifications peut se prolonger en une épine bi-cellulaire; une deuxième initiale est produite au pôle antéro-latéral de la péricentrale; elle forme une cellule à son pôle antérieur tandis qu'à son pôle postérieur naît, par cloisonnements transversaux, un filament descendant unisérié; une troisième

initiale est découpée au-dessous de la première initiale et engendre un filament descendant. Dans la coll. Wynne 5A-21, les thalles présentent le même type de cortication mais sont nettement plus robustes : les parties jeunes comportent douze péricentrales et les parties âgées jusqu'à dix-sept. Les ramifications sont pseudodichotomes, plus rarement latérales. Les tétrasporocystes, à division tétraédrique, sont à des stades différents dans un même segment; ils sont volumineux et paraissent émerger du cortex.

Centroceras apiculatum Yamada

Holotype (Fig. 8, 30 (pro parte), 38-41)

Les fragments de thalles conservés dans cette préparation permettent de confirmer et de compléter la description originale. Les cellules apicales ne présentent pas de divisions obliques; les ramifications naissent latéralement à partir d'une péricentrale d'un axe bien développé; les rhizoïdes, pluricellulaires, sont engendrés par les péricentrales. Le nombre le plus fréquent de péricentrales paraît être huit, mais il semble qu'il atteigne parfois dix. Chaque péricentrale produit quatre initiales du cortex; chacune des deux initiales antérieures, les premières formées, n'engendre pas de filaments ascendants mais, par des divisions successives, périclines ou obliques, se couvrent de quatre petites cellules superficielles; chacune des deux initiales postérieures engendre deux filaments descendants (j'ai observé une exception à cette règle : une des deux initiales postérieures n'avait produit qu'un seul filament descendant); ces deux initiales postérieures se couvrent d'une puis de deux cellules superficielles; les cellules proximales de chacun des quatre filaments descendants découpent vers la surface une (rarement deux) cellule; cette cellule superficielle et la cellule sous-jacente dont elle est issue se chevauchent presque totalement, si bien qu'il est difficile de les distinguer l'une de l'autre dans cette préparation épaisse. Ainsi, l'ensemble des quatre filaments descendants, non ramifiés, nés de chaque péricentrale, constitue un cortex bistratifié dans sa partie proximale, et unistratifié dans sa partie distale. Les rameaux tétrasporifères sont un peu plus épais que les stériles; les tétrasporocystes tétraédriques, au nombre de huit et à différents stades de maturité dans chaque segment, sont immergés dans le cortex.

Autres collections examinées

Centroceras apiculatum Yamada, coll. Dawson 13941a (Bishop Museum 501666) (Fig. 9, 42-46).

Centroceras minutum Yamada, coll. Dawson, 13640a (pro parte) (Bishop Museum 498008). (Fig. 31 (pro parte), 47).

Centroceras apiculatum Yamada, coll. Wynne 4E-17 (Fig. 48).

L'observation de ce matériel permet d'ajouter quelques compléments de détail à la description de l'holotype. Il peut y avoir plus de quatre cellules recouvrantes sur les initiales du cortex ascendant (coll. Wynne 4E-17); les cellules les plus proximales du cortex descendant sont souvent couvertes de deux cellules superficielles; les poils hyalins issus des cellules superficielles sont fréquents.

Les thalles de la collection Wynne, avec huit à onze péricentrales, sont un peu plus robustes que ceux de l'holotype et de la coll. Dawson. Les thalles de la coll. Dawson 13640a (en mélange avec le *C. minutum*) sont des tétrasporophytes, avec huit tétrasporocystes par segments.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Ces nouvelles observations permettent de considérer «*Centroceras miniatum*» Yamada *sensu* Itono, *Centroceras minutum* Yamada et *Centroceras apiculatum* Yamada comme étant trois espèces autonomes.

Bien que l'algue de la Guadeloupe soit stérile, et que le matériel des îles Marshall (coll. Dawson 14016) et d'Hawaï (coll. Magruder WHM 711) ne soit constitué que par des tétrasporophytes fertiles, la comparaison de leur structure végétative avec celle des trois espèces examinées ici me semble suffisante pour conclure à leur identité avec l'algue décrite par ITONO (1977) sous le nom de «*Centroceras miniatum*». Cette espèce ne peut être confondue avec le *Centroceras minutum* Yamada; le nom que lui a attribué Itono découle d'une erreur de détermination.

La description originale du *Centroceras minutum* Yamada a pu être confirmée et complétée. Mais peut-il être considéré comme une bonne espèce ?

Parmi les espèces rapportées au g. *Centroceras*, deux d'entre elles présentent aussi des épines : *Centroceras distichum* Okamura (1935) et *Centroceras clavulatum* (C. Ag.) Montagne (1846).

Le *C. distichum*, d'après la description originale, est dépourvu d'épines, ce qu'ont également constaté BOO & LEE (1985) dans leur matériel; par contre, elles ont été observées par TANAKA (1950) et, dans les thalles de certaines localités, par ITONO (1977); ce caractère ne semblerait donc pas constant. Quoi qu'il en soit, cette espèce est bien différente du *C. minutum* : la ramification est régulière, alterne et distique; de plus elle possède des cellules glandulaires issues chacune de la première initiale du cortex (ITONO, 1977; BOO & LEE, 1985).

Par contre, le *C. minutum* ne semble pas distinct du *C. clavulatum*. Le g. *Centroceras* a été séparé du g. *Ceramium* par HOMMERSAND (1963) sur la base de la situation des spermatocystes : alors que chez les *Ceramium* ils dérivent de l'ensemble des cellules corticales et forment un manchon continu, chez le *Centroceras clavulatum*, type du genre, ils ne sont issus que de la partie distale des péricentrales, formant ainsi un anneau au niveau des nœuds. On ne connaît jusqu'à présent les organes mâles que chez trois espèces du g. *Centroceras* : *C. clavulatum*, *C. internitens* Gallagher & Humm (1983), espèce parfaitement fondée, et enfin *C. minutum* chez qui ils ont été décrits, à partir d'échantillons de la collection de Komimbo par WOMERSLEY & BAILEY (1970) : «dense spermatangial clusters form distinct annular masses at the nodes». Cette dernière espèce appartient donc bien au g. *Centroceras*. En revanche, elle ne me semble pas spécifiquement distincte du *C. clavulatum*. Dans ces deux taxons, le mode de

TABLEAU I. — **Principaux caractères végétatifs de quatre espèces de *Centroceras* et du *Ceramium itonoi***

Espèces	Ramification	Nombre de péricentrales	Épines	Cellules glandulaires	Cortication engendrée par chaque péricentrale: Nombre de cellules initiales corticales	Nombre de filaments ascendants	Nombre de filaments descendants
Centroceras clavulatum (incl. *Centroceras minutum*	pseudodichotome et adventive	(8) 14 (17)	+	–	3	3 c1 → 2 fa c2 → 1 fa	2 c2 → 1 fd c3 → 1 fd
Centroceras distichum	alterne - distique	8-12	+ ou –	+	3	3 c1 → 2 fa c2 → 1 fa	2 c2 → 1 fd c3 → 1 fd
Centroceras bellum	pseudodichotome et adventive	8-10	–	–	4	2 c1 → 1 fa c2 → 1 fa	2 c3 → 1 fd c4 → 1 fd
Centroceras apiculatum (incl. *Ceramiella atlantica*)	adventive	(6) 8 (11)	–	–	4	2 c1 = fa c2 = fa	4 c3 → 2 fd c4 → 2 fd
Ceramium itonoi	pseudodichotome et adventive	(6) 8 (10)	–	–	4	4 c1 → 2 fa c2 → 2 fa	3 c2 → 1 fd c3 → 1 fd c4 → 1 fd

+ : présence; – : absence; c1, c2, c3, c4 : ordre de succession de la formation des cellules initiales corticales; fa : filament ascendant; fd : filament descendant. Dans les nombres de filaments ascendants et descendants, il n'est pas tenu compte des éventuelles ramifications ni des recouvrements par des cellules superficielles.

Centroceras clavulatum (incl. *Centroceras minutum*) : (Fig. 7, 30 (pro parte), 31 (pro parte) - 37). FELDMANN-MAZOYER, 1940; YAMADA, 1944 (*C. minutum*); DAWSON, 1956 (*C. minutum*); HOMMERSAND, 1963; WOMERSLEY & BAILEY, 1970 (*C. minutum*); ITONO, 1977; GALLAGHER & HUMM, 1983; BOO & LEE, 1985. - *Centroceras distichum* : OKAMURA, 1936; TANAKA, 1950; ITONO, 1977; BOO & LEE, 1985. - *Centroceras bellum* : SETCHELL & GARDNER, 1924; HOMMERSAND, 1963. - *Centroceras apiculatum* (incl. *Ceramiella atlantica*); (Fig. 8-11, 30 (pro parte), 38-49). YAMADA, 1944; DAWSON, 1956; JOLY & UGADIM, 1963 (*Ceramiella atlantica*); EGEROD, 1971 (*Ceramiella atlantica*); ARDRÉ et al., 1982 (*Ceramiella atlantica*); BALLANTINE & WYNNE, 1986 (*Ceramiella atlantica*). - *Ceramium itonoi* : (Fig. 1-6, 12-29). ITONO, 1977 (*Centroceras miniatum*).

développement du cortex en particulier, est absolument identique. Le *C. clavulatum* est reconnu comme étant une espèce très variable et ubiquiste (HOMMERSAND, 1963). Rappelons que toutes les espèces de *Centroceras* distinguées par KÜTZING (1841) ont été mises en synonymie avec le *C. clavulatum* par J. AGARDH (1851), que le *C. rhizophorum* Montagne (1850) dont l'auteur disait qu'il était «remarquable par l'absence complète d'aiguillons» en présente et ne diffère pas du *C. clavulatum* (ARDRÉ et al., 1982). De plus, si le nombre de péricentrales généralement observé chez le *C. clavulatum* est de quatorze (HOMMERSAND, 1963; ITONO, 1977) il est cependant très variable : seize (FELDMANN-MAZOYER, 1940), dix à quatorze selon les localités et l'habitat (GALLAGHER & HUMM, 1983), quatorze dans le matériel sauvage mais seulement onze dans les thalles obtenus en culture (BOO & LEE, 1985). Ces deux taxons doivent donc être confondus sous le nom de *C. clavulatum*: faire du taxon *minutum* une variété du *C. clavulatum* ne me paraît pas indispensable.

Étant donné que YAMADA (1944) avait trouvé ensemble le *C. minutum* et le *C. apiculatum* on pouvait supposer qu'ITONO (1977) avait fait une confusion entre ces deux taxons en décrivant le *«Centroceras miniatum»*. Cette éventualité était cependant peu crédible. En effet, ITONO dès 1973, par conséquent avant son travail de 1977, connaissait bien le *C. apiculatum* puisqu'il l'avait identifié à ce moment dans des algues du sud du Japon (ITONO, 1973). Cependant il fallait vérifier cette hypothèse. Comme nous l'avons vu, le *Centroceras apiculatum* et le *«C. miniatum» sensu* Itono sont deux espèces bien distinctes. L'appartenance du *C. apiculatum* au g. *Centroceras* est incertaine; mais jusqu'à ce que les organes reproducteurs mâles soient connus, il est préférable de le maintenir dans ce genre.

YAMADA (1944) avait supposé que ce même *C. apiculatum* pouvait être voisin du *Centroceras bellum* Setchell et Gardner (1924), et il semble que ZHENG BAILIN (1980) ait repris cette suggestion. En fait, ces deux espèces me paraissent autonomes : chez *C. bellum*, en effet, chaque péricentrale produit deux filaments descendants (HOMMERSAND, 1963), tandis que chez le *C. apiculatum*, chaque péricentrale est à l'origine de quatre de ceux-ci.

Au *C. apiculatum* me paraît devoir être rapportée l'algue décrite du Brésil sous le nom de *Ceramiella atlantica* Joly et Ugadim (1963), retrouvée par YONESHIGUE (1985), qui, après la critique solidement argumentée de ce genre par HOMMERSAND (1963), pouvait être rattachée au g. *Ceramium* (ARDRÉ et al., 1982; BALLANTINE et WYNNE, 1986). Sa description originale ressemble fortement à celle du *C. apiculatum*, sauf que, dans les rameaux stériles, le nombre de péricentrales serait au plus de six (JOLY et UGADIM, 1963), et non de huit à dix comme chez *C. apiculatum*. En fait, l'étude d'un fragment végétatif d'un isotype (Fig. 10, 11, 49; et cf. ARDRÉ et al., 1982; BALLANTINE et WYNNE, 1986, fig. 6) témoigne de l'identité de cette espèce avec le *C. apiculatum* : huit péricentrales et un cortex similaire à celui de cette espèce. Cette constatation permet d'élargir à l'Atlantique sud la distribution du *C. apiculatum* qui, jusque là, n'était connu que du Pacifique : Caroline Islands (YAMADA, 1944); Southern Marshall Islands (DAWSON, 1956); Hawaiian Islands, Tuamotu

archipelago, Phoenix Islands, Johnston Island (HOLLENBERG, 1968); Thailand (EGEROD, 1971); sud du Japon (ITONO, 1973); Chine (ZHENG BAILIN, 1980); Maldives (coll. Wynne 4E-17).

JOLY et UGADIM (1963) avaient noté de grandes ressemblances entre leur espèce et le *Ceramium howei* Weber v. Bosse (1923) d'Indonésie. C'est aussi avec cette espèce que le *Centroceras apiculatum* me semble présenter les similitudes les plus frappantes. Toutefois, on ne peut conclure à l'identité du *Centroceras apiculatum* et du *Ceramium howei*, auquel cas le *Ceramium howei* aurait la priorité, sans une comparaison attentive des échantillons types du *C. howei*, afin de compléter les documents dont nous disposons (HOMMERSAND, 1963). L'appartenance du *C. apiculatum* au g. *Centroceras* est incertaine, ainsi que celle du *C. howei* au g. *Ceramium*; mais dans l'ignorance de la disposition de leurs spermatocystes, il est préférable de maintenir le statu quo.

Si, sans conteste, le *«Centroceras miniatum» sensu* Itono ne peut être rapproché d'aucune des espèces qui viennent d'être examinées ici (Tabl. I), un doute subsiste à propos d'une autre espèce : *Centroceras japonicum* Itono (1973). Cette espèce est-elle, ou non, distincte du *«Centroceras miniatum»* ? N'ayant pas eu la possibilité d'examiner le matériel type de cette espèce, retrouvée par ZHENG BAILIN (1980) mais dont l'illustration n'apporte aucune information supplémentaire, cette alternative ne peut être réglée, pour le moment, que d'après la description succincte et schématique dont nous disposons. Un seul indice serait en faveur du rapprochement de ces deux espèces : la figure 25 donnée par ITONO (1973), quoique imprécise, présente une certaine ressemblance avec le *«C. miniatum»*. En revanche, d'autres arguments conduisent à admettre que ces deux espèces sont bien différentes : 1) «the tetrasporangia project entirely at the nodes» (ITONO, 1973, fig. 26); 2) l'auteur, après comparaison avec les autres espèces de *Centroceras* alors connues (dont le *«C. miniatum» (sic)* pour lequel il précise «spines at the nodes»), aboutit à la conclusion que le *C. japonicum* «is amply distinctive as a new species»; 3) la description du *«C. miniatum» sensu* Itono (1977) est postérieure à celle du *C. japonicum* (1973), et il est difficile de supposer qu'Itono n'aurait pas reconnu son *C. japonicum* dans l'espèce qu'il a décrite en 1977. J'estime donc que le *Centroceras japonicum* et le *«Centroceras miniatum»* Yamada *sensu* Itono ne peuvent être confondus.

En conclusion, le *«Centroceras miniatum» sensu* Itono (1977), nom qui résulte d'une erreur de détermination, constitue une espèce nouvelle que j'ai plaisir à dédier au Professeur ITONO qui l'a étudiée si minutieusement, et auquel j'emprunte très largement sa description pour la diagnose.

En l'absence des organes reproducteurs mâles dont, jusqu'à présent, la situation est déterminante des g. *Centroceras* et *Ceramium* (HOMMERSAND, 1963), et dans l'attente de la reconnaissance de caractères distinctifs complémentaires entre ces deux genres, la position générique de cette espèce est incertaine. Sans pouvoir justifier, pour le moment, cette décision, c'est au g. *Ceramium* que je la rapporte.

Il eut été logique de choisir comme holotype le matériel étudié par ITONO en 1977 («Hab. Yoronjima (Itono 23 VIII 1967)»). Ignorant si ce matériel a été réellement conservé, je désigne comme holotype la coll. E. Y. Dawson 14016 qui, à ma connaissance, est la plus ancienne récolte de cette espèce. Le matériel de la Guadeloupe, très rare et stérile, me semble moins approprié pour ce choix.

Ceramium itonoi sp. nov.

Diagnose

Thalli parvi, usque ad 2 cm alti, axes quasi cylindrati (60) 100-130 (160) µm diam.; cum principalibus ramis pseudodichotomis, et secundariis ex pericentralibus cellulis initiatis; (6) 8 (10) cellulae pericentrales per segmento. Quattuor cellulae corticalium filorum initiales ex quaque cellula pericentrale generatae: in anteriore parte pericentralis cellulae, ad primariam pericentralem, obliquum septum primariam initialem cellulam separat, illam duo ascendentes breves fila efficientem; in laterale media parte pericentralis cellulae, a primaria pericentrale remota, longitudinale septum secundam initialem cellulam separat, illam primum in anteriore parte duo ascendentes breves fila, deinde in posteriore parte unum cellularum descendentem ordinem generantem; sub primaria initiale, obliquum septum tertiam initialem cellulam separat, illam in posteriore parte unum cellularum descendentem ordinem generantem; in posteriore parte pericentralis cellulae, transversale septum quartam initialem cellulam separat, illam in posteriore unum cellularum descendentem ordinem generantem. Sic quaeque pericentralis cellula tres cellularum descendentes ordines generat; descendentes ordines tertia et quarta initialibus producti, aliquando ramosi. Nodi sine spinis. Pluricellullares rhizoidea e pericentralibus producta. Tetrasporangia verticillata, parte immersa, e cellulis pericentralibus effecta, tetrahedrice divisa, 25-45 µm diam. Spermatangia, procarpia et cystocarpia ignorata.

Holotypus : E. Y. DAWSON 14016 (in Herbarium Bishop Museum 499202).

Thalles de petite taille, jusqu'à environ 2 cm de longueur; axes presque cylindriques, de diamètre (60) 100-130 (160) µm; rameaux principaux pseudodichotomes, et secondaires initiés par les cellules péricentrales; (6) 8 (10) cellules péricentrales par segment. Chaque cellule péricentrale produit quatre cellules initiales de filaments corticaux : dans la partie antérieure de la cellule péricentrale, et du côté de la première péricentrale, une cloison oblique sépare la première cellule initiale, qui produit deux courts filaments ascendants; dans la partie médiane de la péricentrale et du côté opposé à la première péricentrale, une cloison longitudinale sépare la deuxième cellule initiale qui, tout d'abord, produit dans sa partie antérieure deux courts filaments ascendants, et ensuite, dans sa partie postérieure, un filament descendant; sous la première initiale, une cloison oblique sépare la troisième cellule initiale qui produit dans sa partie postérieure un filament descendant; dans la partie postérieure de la cellule péricentrale, une cloison transversale sépare la quatrième cellule initiale qui produit dans sa partie postérieure un filament descendant.

Au total, chaque cellule péricentrale produit trois filaments descendants; les filaments descendants issus de la troisième et de la quatrième initiale, sont parfois ramifiés. Il n'y a pas d'épines. Des rhizoïdes pluricellulaires sont produits par les cellules péricentrales. Les tétrasporocystes verticillés et en partie immergés sont produits par les cellules péricentrales; ils sont tétraédriques, leur diamètre est compris entre 25-45 µm. Les spermatocystes, procarpes et cystocarpes sont inconnus.

Holotype : coll. E. Y. Dawson 14016 (Herbarium Bishop Museum 499202), Southern Marshall Islands, Rigili Islands, seaward reef near edge at north end of island, sept. 2 1955 (tétrasporophytes). Matériel conservé dans l'alcool.

Matériel complémentaire : FA 83-4-1 (PC) leg. C. et F. Monniot, côte ouest de Basse-Terre, Guadeloupe, 8 m de profondeur, sur fragment d'éponge, 8/04/1983. Matériel conservé dans l'eau de mer formolée à 4 %.

— coll. W. H. Magruder WHM 711 (PC), on the reef crest just west of Black Point, Oahu, Hawaii, 06/1986 (tétrasporophytes). Une préparation microscopique.

REMERCIEMENTS. — J'adresse mes sincères remerciements à Aline et Gérard Renoux pour leur accueil chaleureux lors de l'excursion à la Guadeloupe du 3 au 10 avril 1983 de quelques membres de la Société Phycologique de France; à Claude et Françoise Monniot qui m'ont confié des algues qu'ils avaient récoltées en plongée à la Guadeloupe; à Tadao Yoshida pour le prêt des holotypes du *Centroceras minutum* Yamada et du *Centroceras apiculatum* Yamada; à Peter J. O'Connor pour le prêt des collections de Dawson (Bishop Museum); à William H. Magruder pour le don d'une préparation de matériel d'Hawaï; à Michael J. Wynne pour le prêt de ses collections de Sri Lanka et des Maldives, pour la communication de documents et pour ses conseils constructifs, à Susan Gallagher et H. J. Humm pour le don de spécimens du *Centroceras internitens*; à Alain Couté qui a bien voulu traduire la diagnose en latin; à Francis Magne pour ses suggestions concernant la rédaction, et pour la communication de documents; à Gérard Aymonin pour ses conseils au sujet de la nomenclature.

BIBLIOGRAPHIE

AGARDH J.G., 1851 — *Species, genera et ordines algarum*, vol. 2, Pt. 1, Lund, I-XII, 1-351.

ARDRÉ F., L'HARDY-HALOS M.T. & SALDANHA L., 1982 — Observations nouvelles sur la morphologie et la répartition géographique de trois Céramiales : *Ceramium cinnabarinum*, *Mesothamnion caribaeum*, *Ctenosiphonia hypnoides*. *Cryptogamie, Algologie* 3 : 3-20.

BALLANTINE D.L. & WYNNE M.J., 1986 — Notes on the marine algae of Puerto Rico II. Additions of Ceramiaceae (Rhodophyta) including *Ceramium verongiae* sp. nov. *Bot. Mar.* 29 : 497-502.

BOO S.M. & LEE I.L.K., 1985 – Two Korean species of *Centroceras* Kützing (Ceramiaceae, Rhodophyta). *Korean J. Bot.* 28 : 297-304.

DAWSON E.Y., 1956 – Some Marine Algae of the Southern Marshall Islands. *Pacif. Sci.* 10 : 25-66.

DAWSON E.Y., 1957 – An annotated list of marine algae from Eniwetok Atoll, Marshall Islands. *Pacif. Sci.* 11 : 92-132.

EGEROD L., 1971 – Some marine algae from Thailand. *Phycologia* 10 : 121-142.

FELDMANN-MAZOYER G., 1940 – *Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale.* Alger, 510 p., 4 pl.

GALLAGHER S.B. & HUMM H.J., 1983 – *Centroceras internitens* n. sp. (Rhodophyceae, Ceramiaceae) from the western tropical North Atlantic. *J. Phycol.* 19 : 261-268.

HOLLENBERG G.J., 1968 – Phycological notes III. New records of marine algae from the central tropical Pacific ocean. *Brittonia* 20 : 74-82.

HOMMERSAND M.H., 1963 – The morphology and classification of some Ceramiaceae and Rhodomelaceae. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 35 : 165-366.

ITONO H., 1973 – Notes on marine algae from Hateruma Island, Ryukyu. *Bot. Mag. Tokyo* 86 : 155-168.

ITONO H., 1977 – Studies on the Ceramiaceous Algae (Rhodophyta) from Southern Parts of Japan. *Bibliotheca Phycologica* vol. 35, Vaduz, J. Cramer, 355 p. + 72 pl.

JOLY A.B. & UGADIM Y., 1963 – Note on the occurrence of one species of *Ceramiella* (Rhodophyta) in the American South Atlantic. *Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letras, Univ. São Paulo* n° 288 (Bot. 20) : 41-48, 2 pl.

KÜTZING F.T., 1841 – Ueber *Ceramium* Ag. *Linnaea* 15 : 727-746.

MONTAGNE C., 1846 – Phyceae. *In* DURIEU DE MAISONNEUVE M.C., *Exploration scientifique de l'Algérie. . . Botanique.* Paris. pp. 1-197, pl. 1-16.

MONTAGNE C., 1850 – Cryptogamia guyanensis. *Ann. Sci. Nat.* 14 (5) : 283-309.

OKAMURA K., 1935 – *Icones of Japanese algae.* Tokyo, VII (5), pl. 321-325.

SETCHELL W.A. & GARDNER N.L., 1924 – The marine algae. Expedition of the California Academy of Sciences to the Golf of California in 1921. *Proc. Calif. Acad. Sci.* ser. 4, 12 : 695-949, pl. 12-88.

WEBER van BOSSE A., 1923 – Liste des algues du Siboga III. Rhodophyceae, seconde partie, Céramiales. *Siboga Exped. Monogr.* 59c (3) : 311-392, pl. 9-10.

WOMERSLEY H.B.S. & BAILEY A., 1970 – Marine algae of the Solomon Islands. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B. Biol. Sci.* 259 : 257-352.

WYNNE M.J., 1986 – A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic. *Canad. J. Bot.* 64 : 2239-2281.

YAMADA Y., 1944 – A list of the marine algae of the Atoll of Ant. *Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 3 : 31-45.

YONESHIGUE Y., 1985 – *Taxonomie et écologie des algues marines dans la région de Cabo Frio (Rio de Janeiro, Brésil).* Thèse Doctorat d'État, Aix-Marseille III, 466 p.

ZHENG BAILIN P.L.C., 1980 – Studies on the Ceramiaceae from the Xisha Islands, Guangdong Province, China. I. *Stud. Mar. Sinica* 17 : 37-44 (en chinois, résumé en anglais).

LÉGENDES DES FIGURES

Fig. 1 à 6 : *Ceramium itonoi* sp. nov. — 7 : *Centroceras minutum* Yamada. — 1 à 3 : matériel de la Guadeloupe (FA 83-4-1, PC). - 4 à 6 : matériel de Eniwetok Atoll (Dawson 14016, Bishop Museum 499202), holotype. - 1 et 4 : apex montrant la succession de la formation des cellules corticales. - 2 et 5 : partie d'un segment bien développé montrant deux péricentrales avec leurs filaments corticaux. - 3 : coupe transversale d'un axe vers le niveau du cortex ascendant; la flèche indique la position supposée de la première péricentrale. - 6 : apex d'une cellule centrale avec les huit cicatrices des synapses des cellules péricentrales. - 7 : matériel de Eniwetok Atoll (Dawson 13640a, Bishop Museum 498008); une cellule péricentrale avec ses filaments corticaux, montrant un type de cortication identique à celui du *Centroceras clavulatum*. - p: péricentrale; 1, 2, 3, 4 : ordre de succession de la formation des cellules initiales corticales. Les synapses figurées ont été observées. Échelles : 20 µm.

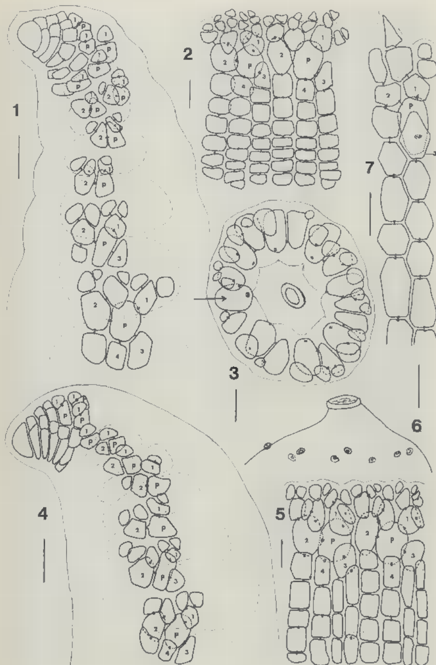
Fig. 8 et 9 : *Centroceras apiculatum* Yamada. — 8 : Atoll of Ant (Univ. Hokkaido), holotype. - 9 : matériel de Eniwetok Atoll (Dawson 13941a, Bishop Museum 501666. - 10 et 11 : *Ceramiella atlantica* Joly et Ugadim, São Paulo (Herb. Feldmann, PC), isotype. - 8 : quelques étapes du développement de la cortication issue d'une péricentrale; a, b, c, d, e : 6ème, 7ème, 8ème, 11ème et 13ème segment à partir de l'apex; f : dans un segment bien développé. - 9 : segment bien développé montrant de face et de profil (en coupe optique) trois péricentrales et leur cortex. - 10 : après réhumectation d'un fragment végétatif, une péricentrale et son cortex. - 11 : apex d'une cellule centrale avec les huit cicatrices des synapses des cellules péricentrales. Les synapses figurées ont été observées. Échelle : 20 µm.

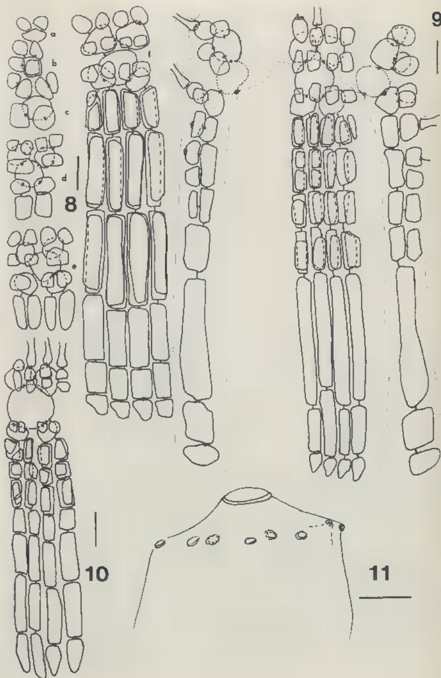
Fig. 12 à 20 : *Ceramium itonoi* sp. nov. — 12 à 18 : matériel de la Guadeloupe (FA 83-4-1, PC). - 19, 20 : matériel de Eniwetok Atoll (Dawson 14016, Bishop Museum 499202), holotype. - 12 à 20 : quelques aspects d'axes à divers niveaux. 15 et 20 : segments vus en coupe optique; le cortex descendant est unistratifié; les rhizoïdes naissent des péricentrales (20). - 19 : partie d'un tétrasporophyte. Échelles : 100 µm, sauf indications particulières.

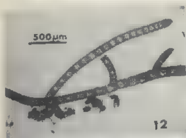
Fig. 21 à 29 : *Ceramium itonoi* sp. nov. — 21 à 26 : matériel de Eniwetok Atoll (Dawson 14016, Bishop Museum 499202), holotype. - 27 à 29 : matériel d'Hawaï (Magruder WHM 711, PC). - 21 à 29 : quelques aspects d'axes à divers niveaux; rameau latéral secondaire issu d'une péricentrale vu en coupe optique (24); 26 et 29 : parties de tétrasporophytes. Échelles : 100 µm, sauf indications particulières.

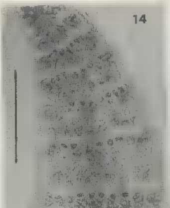
Fig. 30 à 37 : *Centroceras minutum* Yamada. - 30 : Atoll of Ant (Univ. Hokkaido), holotype. - 31 à 33 : matériel de Eniwetok Atoll (Dawson 13640a, Bishop Museum 498008). - 34 et 35 : matériel des Maldives (Wynne 4E-17, pro parte). - 36 et 37 : matériel de Sri Lanka (Wynne 5A-21). - 30 à 37 : quelques aspects d'axes à divers niveaux. - en 30, à droite du *Centroceras minutum*, un fragment du *Centroceras apiculatum* dont la partie proximale est située vers le haut. - en 31, à gauche du *Centroceras minutum*, un fragment du *Centroceras apiculatum*. - 35 : segments vus en coupe optique, le cortex descendant est unistratifié. - 37 : apex d'un tétrasporophyte. Échelles : 100 µm.

Fig. 38 à 48 : *Centroceras apiculatum* Yamada. - 38 à 41 : Atoll of Ant (Univ. Hokkaido), holotype. - 42 à 47 : matériel de Eniwetok Atoll; 42-46 : (Dawson 13941a, Bishop Museum 501666); 47 : (Dawson 13640a, Bishop Museum 498008). - 48 : matériel des Maldives (Wynne 4E-17). — 49 : *Ceramiella atlantica* Joly et Ugadim, São Paulo (Herb. Feldmann, PC), isotype. - 38 à 48 : quelques aspects d'axes à divers niveaux. - en 38, la partie proximale des deux fragments placés à droite est située vers le haut. - 41 et 47 : apex de tétrasporophytes. - 42 et 43 : rameaux latéraux issus de péricentrales. - 46 : segments vus en coupe optique; le cortex est bistratifié dans sa partie proximale, et unistratifié dans sa partie distale. Échelles : 100 µm, sauf indications particulières.

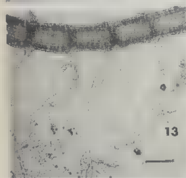



a
b
c
d
e
f
8
9
10
11


500µm
12


14


15

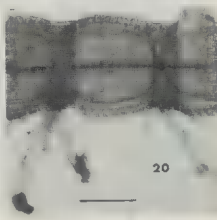

13

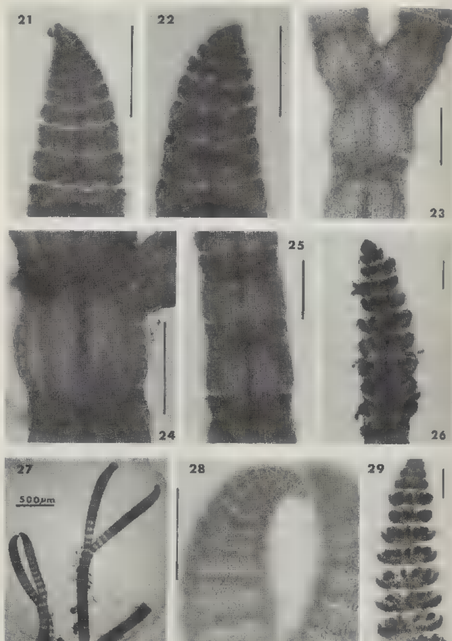

17

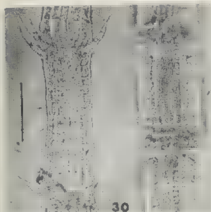

18

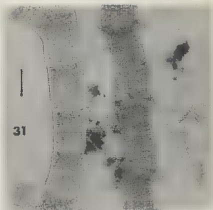

16


19
500µm


20

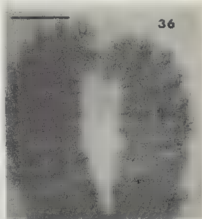

21
22
23
24
25
26
27
500µm
28
29


30


31


32

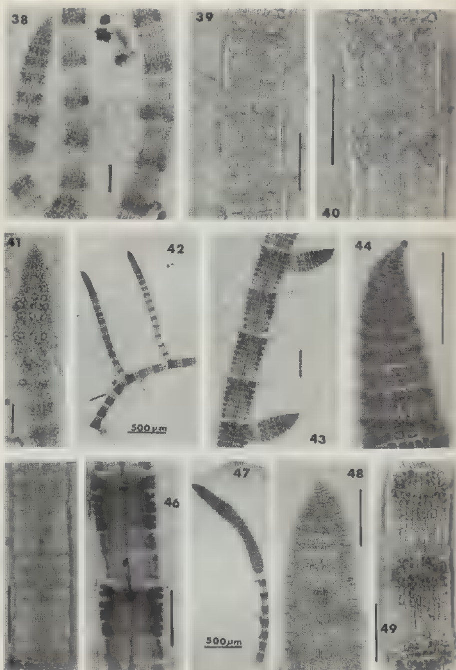

33


36


34


35


37


38
39
40
41
42
500 µm
43
44
46
47
500µm
48
49

RADIOMIMETIC EFFICACIES OF SYNTHETIC BIOREGULANTS ON CHROMOSOMES OF INDIAN CHAROPHYTA. 1. – MORPHACTIN : CHLORFLURENOL

S.K. BHATNAGAR and MEENAKSHI JOHRI*

ABSTRACT. – *Chara contraria, Nitella mirabilis* and *Tolypella prolifera* were subjected to the treatment of chlorflurenol and 23 types of nuclear aberrations were observed viz. mitotic inhibition, scattered metaphase, chromosome forward, chromosome condensation, clumping, chromatid separation, laggards, chromosome rings, chromatin bridge, polyploidy, spindle shifting, binucleate cells, polarity abolition, heterogenous staining, micronuclei, slit formation, chromosome breakage, precocious separation, fragmented chromatin material, dumb-bell shaped cells, nuclear erosion, clarity of chromatin material and pycnotic nuclei.

Implementation of chlorflurenol as polyploid inducing agent, mutagen and in chromosome analysis in advisable at lower doses. Corticated forms of *Chara* are more resistant than the ecorticated forms of *Nitella* and *Tolypella* and produce more aberrations. Besides this, the independent tribal status of *Tolypella* has been retained in-between *Chareae* and *Nitelleae* with comparatively closer affinities of *Tolypella* and *Nitelleae* as suggested earlier by BHATNAGAR (1983).

RÉSUMÉ. - Les auteurs étudient les effets d'une morphactine, le chlorflurenol sur de jeunes plantes fertiles de *Chara contraria, Nitella mirabilis, Tolypella prolifera.* Vingt-trois types d'anomalies nucléaires ont été observés : inhibition mitotique, métaphase dispersée, chromosome «en avant», chromosome traînard, chromosomes agglutinés, séparation des chromatides, anneau chromosomique, pont de chromatine, polyploïdie, déplacement du fuseau, cellules binucléées, suppression de la polarité, coloration hétérogène, micronoyaux, formation de fente, cassure de chromosomes, séparation précoce, matériel chromatique fragmenté, cellules en haltère, détérioration nucléaire, noyaux pycnotiques, etc. Le chlorflurenol peut être conseillé comme agent induisant la polyloïdie, comme mutagène ou pour l'analyse chromosomique à très faibles doses. Les formes cortiquées de *Chara* sont plus résistantes que les formes acortiquées de *Nitella* et de *Tolypella*. Elles produisent plus d'anomalies. (traduit par la rédaction).

KEY WORDS : synthetic bioregulant, morphactin (chlorflurenol), nuclear aberrations, *Chara contraria, Nitella mirabilis, Tolypella prolifera.*

---

* Laboratory of Algal Cytogenetics and Mutation Research, Department of Botany, Bareilly College, Bareilly 243003 (U.P.) India.

INTRODUCTION

Chlorflurenol (methyl-2-chloro-9-hydroxyfluorene-(9)-carboxylate) has been found to exhibit diverse influences on plant growth, development and morphogenesis (BOPP, 1972; SANKHLA, 1971; SANKHLA et al., 1975; SCHNEIDER, 1965, 1969, 1970, 1972) but its radiomimetic properties could be explored by a few workers (DENFFER et al., 1969; RINGE and DENFFER, 1967; SCHNEIDER, 1970, 1972; TREICHEL, 1971; ZIEGLER, 1970) in higher plants. Pronounced effects of chlorflurenol were mitotic inhibition, polarity abolition and disturbed polarity. Recently, BISARIA and BISARIA Jr. (1977) elucidated the mutagenic efficacies of chlorflurenol in *Allium cepa* and observed eight types of cytological aberrations. BHATNAGAR (1981) observed eight types of chromosomal and nuclear changes in *Chara delicatula* and *Nitella mirabilis* establishing ever first report on Charophytes.

Chlorflurenol belongs to a novel group of synthetic bioregulants called morphactins. Looking into the negligible reports on Charophytes, present investigations have been concluded in three Charophytes belonging to three genera namely *Chara, Nitella* and *Tolypella.* The taxa are *C. contraria* ($n = 28$), *Nitella mirabilis* ($n = 6$) and *Tolypella prolifera* ($n = 11$), all collected from Rohilkhand division of U.P., India. These studies have been aimed to find the phylogenetic and evolutionary relationships between three major Charophyte genera on the basis of their chromosome behaviour towards chemicals and degree of susceptibility.

MATERIALS AND METHODS

Chlorflurenol was obtained from Sigma Laboratories, U.K. with the concentration of 12.5 g per 100 ml. Experimental plants, collected from Laal Phatak locality in Bareilly (U.P.), India during January-February, 1984, were maintained in soil-water culture medium at + 25°C. Soil and water from the original pond were sterilized before use and were supplemented with Chu-10 medium for enhanced growth of the plants. Young fertile plants were treated with 2 ppm (parts per million), 5 ppm, 10 ppm and 15 ppm solutions of chlorflurenol which were prepared in sterilized (soil-water) and filtered solvent. Plants immersed in distilled water were considered as control. Durations of treatments were 30 minutes, 60 minutes, 90 minutes and 120 minutes in each concentration. Growing fertile tips were then fixed in modified Carnoy's fluid (1:2 acetic alcohol) for 24 hr and were transferred to 70 % alcohol for preservation. GODWARD's (1948) iron alum acetocarmine method and Feulgen stain techniques were employed for smearing the antheridial filaments to study the chromosomal aberrations. Microphotographs were taken from the temporary slides which were made permanent by using tertiary butyl alcohol and euparal schedule. Hundred cells were taken into consideration for each treatment to analyse the cytological changes. Frequency of aberrations was observed by calculating them in one hundred cell each.

FIGURE I.



FIGURE II.



FIGURE III.

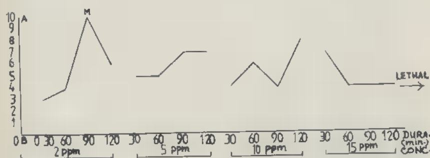


Plate 1. – Chlorflurenol : graphical presentation of induced aberrations.

Fig. I : *Chara vulgaris* f. *contraria;*

Fig. II : *Nitella mirabilis;*

Fig. III : *Tolypella intricata* f. *prolifera.*

A-B axis : number of aberrations; m : maximum aberrations.

OBSERVATIONS

Overall observations and cytological aberrations in *Chara contraria*, *Nitella mirabilis* and *Tolypella prolifera* have been enumerated in Table I, II, III and Figs. I, II, III (Plate 1). Microphotographs of prominent aberrations in each taxon have been presented in Plates 2, 3 and 4. Details of radiomimetic efficacies of chlorflurenol in all the three taxa have been elucidated below.

A. *Chara vulgaris* f. *contraria* (A. Br. ex Kütz.) R.D.W.

C. vulgaris f. *contraria* was described as *C. contraria* by PAL et al. (1962) but on the basis of morphological similarities WOOD and IMAHORI (1965) merged it with *C. vulgaris*. Plants are characterised by partially ecorticated branchlets and 28 chromosome numbers. The chromosomes are normally sticky and remain adhered even at metaphase. Pretreatment is always required to study the chromosome morphology. Resting nuclei are spherical with a dimension of 7.4 to 8.5 μm and 2 chromocentres. Nucleoli are 1-2, measuring 1.2-2 μm in diameter. Chromosomes were 0.9-1.8 μm long and 0.7-0.9 μm wide. Karyotype shows 8 metacentric, 10 submetacentric and 10 telocentric chromosomes (BHATNAGAR, 1981). Concentrations beyond 15 ppm have shown lethal effects and the plants could not survive. A phase wise description of induced aberrations is enumerated below.

The cytological aberrations observed in *C. contraria* were clarity of chromatin material, dumb-bell shaped cells, mitotic inhibition, pycnotic nuclei, nuclear erosion, chromosome clumping, micronuclei, fragmented chromatin material, scattered metaphase, chromosome forward, chromosome condensation, chromatid separation, ring formation, heterogenous staining of chromosomes, chromatin bridge, spindle furcation, laggards and binucleate cells. Table I reveals the

---

LEGENDS USED IN TABLES I, II, III

Name of the Chemical : Chlorflurenol.
Molecular Formula : Methyl-2-chloro-9-hydroxyfluorene-(9)-carboxylate.
Solvent : Absolute alcohol and distilled water.
Concentration of original solution : 12.5 g in 100 ml solvent.
Concentrations used : Control, 2 ppm, 5 ppm, 10 ppm, 15 ppm. (ppm : parts per million)
Duration of treatment : 30, 60, 90, 120 minutes.

Abbreviations :

Bn : Binucleate cells; Cb : Chromatin bridge; CB : Chromosome breakage; cc : Chromosome condensation; cf : Chromosome forward; ccm : Clarity of chromatin material; cs : Chromatid separation; cl : Clumping of chromosomes; Db : Dumb-bell shaped cells; Er : Erosion; fcm : Fragmented chromatin material; HS : Heterogenous staining; Lag : Laggards; Mn : Micronuclei; MI : Mitotic inhibition; Pa : Polarity abolition; Poly : Polyploidy; PS : Precocious separation; Pn : Pycnotic nuclei; Ri : Rings; SM : Scatered Metaphase; SL : Slit Formation; Sf : Spindle Furcation.

TABLE I.

Experimental taxon : *Chara contraria.* — Chromosome number : n = 28

Concentrations (ppm)	Duration of treatment (minutes)	Induced Nuclear Aberrations																		Number of Aberrations
CONTROL	30 60 90 120	NO ABERRATIONS																		
2 ppm	30	—	—	—	—	—	—	—	—	cf	—	—	—	—	—	—	—	—	—	01
	60	—	—	—	—	—	—	—	—	cf	—	—	—	—	—	—	—	—	—	01
	90	ccm	—	—	—	—	cl	—	fcm	cf	—	—	—	—	—	—	—	—	—	04
	120	—	—	—	—	Er	cl	Mn	—	cf	SM	—	—	—	HS	Cb	Sf	—	—	08
5 ppm	30	—	—	—	—	—	cl	—	—	cf	—	cc	—	Ri	—	—	—	—	—	04
	60	ccm	—	—	—	—	—	—	fcm	cf	SM	cc	—	Ri	—	—	—	—	—	06
	90	ccm	—	—	—	—	—	—	—	cf	—	cc	—	—	HS	Cb	Sf	—	—	06
	120	—	—	—	—	Er	cl	—	fcm	cf	—	—	cs	Ri	—	Cb	—	Lag	—	08
10 ppm	30	—	—	—	—	—	—	—	—	cf	—	—	—	—	—	—	—	—	—	01
	60	—	—	—	—	—	—	—	—	cf	SM	cc	—	Ri	—	Cb	—	Lag	—	06
	90	—	—	—	—	—	—	—	fcm	cf	SM	cc	cs	—		Cb	—	—	—	06
	120	ccm	Db	—	—	Er	cl	Mn	—	—	—	cc	cs	Ri	—	Cb	—	Lag	—	10
15 ppm	30	—	—	—	—	—	—	—	—	cf	SM	—	—	—	—	Cb	—	—	—	03
	60	—	—	—	—	—	—	—	—	cf	SM	—	cs	—	—	Cb	—	Lag	—	05
	90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	cc	—	—	HS	Cb	Sf	Lag	—	05
	120	—	Db	Pn	MI	—	cl	Mn	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Bn	06

TABLE II.

Experimental taxon : *Nitella mirabilis* — Chromosome number : n = 6

Concentrations (ppm)	Duration of treatment (minutes	Induced Nuclear Aberrations																				Number of Aberrations
CONTROL	30																					
	60	NO ABERRATIONS																				
	90																					
	120																					
2 ppm	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	SM	—	—	—	Ri	—	Cb	—	—	—	—	03
	60	—	—	—	—	—	—	—	—	—	SM	—	—	—	Ri	·	Cb	Lag	—	Poly	—	05
	90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	SM	—	—	—	Ri	CB	Cb	Lag	Pa	Poly	PS	08
	120	·	·	·	—	MI	—	—	Mn	fcm	SM	cf	cc	cs	—	—	Cb	—	—	Poly	—	09
5 pp[redacted]	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	SM	—	—	—	—	—	Cb	—	—	—	—	02
	60	—	—	Pn	—	—	—	—	—	—	SM	—	—	—	—	—	Cb	—	Pa	—	—	04
	90	—	—	—	—	—	—	—	—	fcm	SM	cf	cc	cs	Ri	—	Cb	—	—	—	—	07
	120	ccm	—	—	SL	MI	—	Cl	—	—	—	—	—	—	Ri	CB	—	—	—	—	—	06
10 ppm	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	CB	—	—	Pa	—	—	02
	60	ccm	Db	—	—	—	—	Cl	Mn	—	—	—	cc	cs	—	—	—	—	—	Poly		07
	90	—	—	—		—	Er	Cl	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	02
	120	ccm	Db	Pn	—	MI	Er	Cl	—	—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	06
15 ppm	30	ccm	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	01
	60	—	Db	Pn	—	—	Er	Cl	Mn	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	05
	90	—	Db	—	—	MI	—	Cl	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	03
	120	—	Db	—	—	—	Er	Cl	Mn	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	04

TABLE III.

Experimental taxon : *Tolypella prolifera* — Chromosome number : n = 11

Concentrations (ppm)	Duration of treatment (minutes)	Induced Nuclear Aberrations																			Number of Aberrations
CONTROL	30 60 90 120	NO ABERRATIONS																			
2 ppm	30	—	—	—	—	—	—	—	cf	—	—	—	—	CB	—	Sf	—	—			03
	60	ccm	—	—	—	—	—	—	cf	SM	—	—	—	CB	—	Sf	—	—	—	—	05
	90	—	—	—	MI	—		Mn	cf	SM	cc	—	Ri	CB	—	—	Pa	Lag	HS	—	10
	120	—	—	—	—	—	—	—	cf	SM	cc	cs	Ri	—		—	—	Lag	—	—	06
5 ppm	30	—	—	—	—	—	—	—	cf	SM	—		—	—	Cb	—	Pa	—	—	PS	05
	60	—	—	—	—	—	—	—	cf	SM	cc	cs	—	CB	—		—	—	—	—	05
	90	ccm	—	—	MI	—	Cl	—	cf	SM	—	cs	—	—	Cb	—	—	—	—	—	07
	120	—	—	—	—	—	Cl	Mn	cf	SM	—	—	Ri	—	Cb	—	—	Lag	—	—	07
10 ppm	30	—	—	—	—	—	Cl	—	—	SM	cc	—	—	—	Cb	—	—	—	—	—	04
	60	—	—		—	—	—	Mn	—	—	cc	cs	—	—	Cb	Sf	—	Lag	—	—	06
	90	—	—	—	—	—	Cl	—	cf	—		—	—	CB	Cb	—	—	—	—	—	04
	120	ccm	—	Pn	—	Er	Cl	—	cf	—	—	cs	Ri	—	Cb				—	—	08
15 ppm	30	ccm	—	—	—	—	Cl	—	cf	—			—	—	Cb	Sf	Pa	Lag	—	—	07
	60	—	—	—	—	Er	—	—	—	SM	—	—	—	—	Cb	—	Pa	—	—	—	04
	90	ccm	Db	Pn	—	—	Cl	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	04
	120	ccm	Db	—	MI	—	Cl	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	04

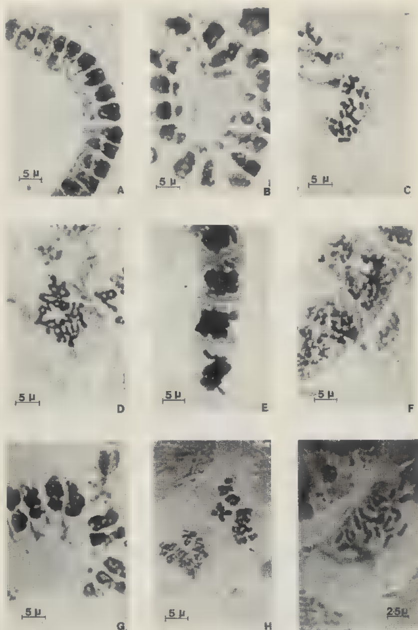


Plate 2. — Chlorflurenol : induced chromosomal aberrations. Taxon : *Chara vulgaris* f. *contraria*. — A. Nuclear erosion 2 ppm, 120 min.; B. Micronuclei 2 ppm, 120 min; C. Scattered metaphase 5 ppm, 60 min.; D. Chromosome rings 5 ppm, 120 min.; E. Chromosome forward & clumping 10 ppm, 120 min.; F. Chromatin fragmentation 10 ppm, 90 min.; G. Pycnotic nuclei 15 ppm, 120 min.; H. Chromatid separation 15 ppm, 60 min.; I. Control showing 28 chromosomes.

least aberrations during interphase except the clarity of chromatin material (2 ppm for 90 minutes, 5 ppm for 60 and 90 minutes and 10 ppm for 120 minutes). The frequency was quite low in 5 ppm for 90 minutes and 10 ppm for 120 minutes. Another significant change was the formation of dumb-bell shaped cells especially in 15 ppm (120 minutes) and 10 ppm (120 minutes). Onward concentrations were lethal causing death of the cells. Pycnotic nuclei (Pl. 2G) indicate lethality of chlorflurenol in 15 ppm (120 minutes). Reduction in mitotic activities or subsequent check of mitosis (mitotic inhibition) has been adjudged by the occurrence of interphase nuclei in all the cells rather than the synchronized mitosis in 15 ppm (120 minutes). The dilatation of nuclear material or its outward flow from the cell (nuclear erosion) has been noticed appreciably in 2 ppm (120 minutes. Pl. 2A), 5 ppm (120 minutes) and 10 ppm (120 minutes) concentrations.

During prophase, chromosome clumping was observed in all concentrations but its frequency was highest in 10 ppm (120 minutes, Pl. 2E) and lowest in 2 ppm (90 minutes). Micronuclei (Pl. 2B) were observed in 2, 10 and 15 ppm concentrations (Table I) while the fragmentation of chromatin material (Pl. 2F) was quite frequent in 2, 5 and 10 ppm concentrations.

Metaphase is much influenced by chlorflurenol thus producing maximum aberrations namely chromosome forward, scattered metaphase, chromosome condensation, chromatid separation, chromatin rings and heterogenous staining.

Chromosome forward (Pl. 2E) and scattered metaphase (Pl. 2C) were uniformly observed in all concentrations. Frequency of chromosome forward deteriorated with an increase in the concentration of chlorflurenol. The highest percentage of scattered metaphase was found in 2 ppm (120 minutes) and 5 ppm (60 minutes) while a few cells were seen in 15 ppm (60 minutes). Chromosome condensation was observed in 5, 10 and 15 ppm attaining highest frequency in 10 ppm (120 minutes). Chromatid separation (Pl. 2H) was another noticeable effect of chlorflurenol which may help in studying the chromosome morphology. This effect was pronounced in 10 ppm (90 minutes) though observed also in 5 and 15 ppm concentrations. Chromosome rings (Pl. 2D) were observed in 2 and 5 ppm while no rings could be seen in higher doses. Heterogenous staining in metaphase chromosomes was not a regular feature but a few cells were found to exhibit this effect in 2 ppm (120 minutes). 5 ppm (90 minutes) and 15 ppm (90 minutes).

During anaphase, chromatin bridge, spindle furcation, laggards and binucleate cells were the important aberrations. Chromatin bridges were frequent in 10 ppm (all durations) though found in all the concentrations in low percentage. In 2 and 5 ppm, spindle furcation was optimum which deteriorated with increasing concentrations.

Formation of acentric chromosome (laggard) is an after effect of breakage and was observed in 10 and 15 ppm concentrations. Frequency of such cells was maximum in 10 ppm (60 & 120 minutes) while no laggards could be seen in 2 ppm. The lethality of 15 ppm concentration (120 minutes) could be visualized in the form of binucleate cells.

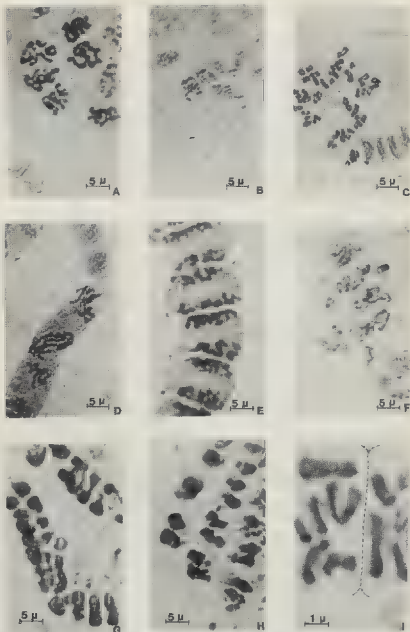


Plate 3. — Chlorflurenol : induced chromosomal aberrations. Taxon : *Nitella mirabilis*. A. Chromosome rings 2 ppm, 30 min.; B. Polyploid cells 2 ppm, 120 min.; C. Scattered metaphase 5 ppm, 60 min.; C. Chromatin bridge 5 ppm, 90 min.; E. Slits between cells 5 ppm, 120 min.; F. Chromatid separation 10 ppm, 60 min.; G. Pycnotic nuclei 15 ppm, 60 min.; H. Micronuclei 15 ppm, 90 min.; I. Control showing 6 chromosomes.

B. *Nitella mirabilis* (Nordst. ex Gr.) em. R.D.W.

N. mirabilis is characterised by anarthrodactylous (1-celled dactyls) habit. It possess n=6 but RAMJEE & BHATNAGAR (1978) reported n=9 and highlighted x = 3 as the basic number for genus *Nitella*. Present experimental plant shows a spherical nucleus 14.9-17.04 µm in diameter with 2(-3) darkly stained chromocentres. The prominent nucleolus measures 2.8 µm in diameter. Chromosomes are 3.66-10.22 µm long and 0.6-1.5 µm wide showing 5 submetacentric and 1 subtelocentric chromosomes (BHATNAGAR, 1981). Concentrations beyond 15 ppm proved to be lethal as usual. A detailed description of induced aberrations in this taxon is given below.

The cytological aberrations observed in *N. mirabilis* were clarity of chromatin material, erosion, dumb-bell shaped cells, mitotic inhibition, pycnotic nuclei, chromosome clumping, fragmented chromatin material, micronuclei, chromatid separation, scattered metaphase, chromosome forward, chromosome condensation, chromosome rings, chromatin bridge, laggards, polarity abolition, polyploidy and precocious separation.

Table II reveals insignificant changes owing to the non appearance of chromosomes. Visible changes were clarity of chromatin material in almost all the concentrations (except 2 ppm) and mitotic inhibition in 5, 10 and 15 ppm. Frequency of the later increased constantly with an increase in concentration and duration of treatment, terminating ultimately into the death of cells. Pycnotic nuclei and dumb-bell shaped cells were noticed in 5, 10 and 15 ppm concentrations having no sign of there appearance in 2 ppm. Highest frequency of pycnotic nuclei was observed in 10 ppm for 120 minutes and 15 ppm for 90 minutes. Dumb-bell shaped cells were negligible in 5 ppm and resulted into the death of cells at higher concentrations. Among noticeable aberrations, nuclear erosion was quite frequent in 10 and 15 ppm.

Despite of appreciably long chromosomes during prophase, chromosome clumping was seen in 5, 10 and 15 ppm concentrations showing its highest frequency in 10 ppm (90 minutes). Fragmented chromatin material (Pl. 3) and micronuclei were observed as the major influences of chlorflurenol. Fragmented chromatin was seen in 2 ppm (120 minutes) and 5 ppm (90 minutes) while micronuclei were frequent in 10 and 15 ppm. As many as 3 micronuclei were seen in some cells of *N. mirabilis*.

Metaphase, being represented by well defined chromosomes, is influenced largely by chlorflurenol. Most of the aberrations were observed in 2 and 5 ppm concentrations. Chromatid separation and chromosome condensation being the exception appear in 10 ppm (60 minutes). *N. mirabilis* plants do not survive well beyond 10 ppm.

Scattered metaphase was fairly good in 2 and 5 ppm (Pl. 3) at almost all durations while a few cells showing chromosome forward (Pl. 3) could be seen in 2 ppm (120 minutes) and 5 ppm (90 minutes). Chromosome condensation was noticed in 2, 5 and 10 ppm concentrations, increasing subsequently with an increase in duration of treatment. Chromosome rings, one of the most pronoun-

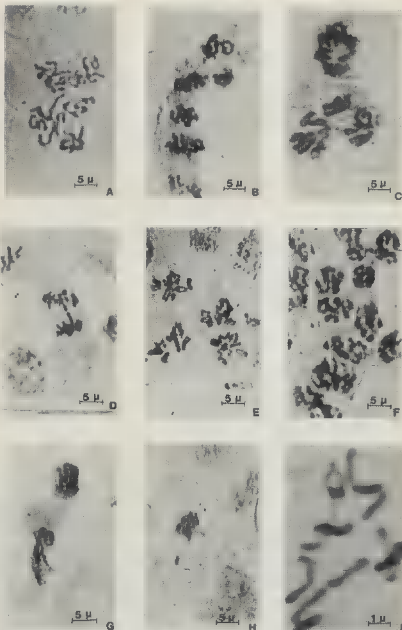


Plate 4. — Chlorflurenol : Induced chromosomal aberrations. Taxon : *Tolypella intricata* f. *prolifera*. — A. Clarity of chromatin material 2 ppm, 60 min.; B. Chromosome rings 2 ppm, 90 min.; C. Clumping of chromosomes 5 ppm, 90 min.; D. Chromatin bridge 9 ppm, 120 min.; E. Chromatid separation 10 ppm, 60 min.; F. Nuclear erosion 10 ppm, 90 min.; G. Pycnotic nuclei 15 ppm, 90 min.; H. Chromosome forward 15 ppm, 30 min.; I. Control showing 11 chromosomes.

ced effect, were frequently observed in 2 and 5 ppm while they were absent altogether in higher concentrations. Owing to the larger chromosomes, possibilities of chromosome breakage always exist and its maximum frequency was seen in 10 ppm (30 minutes) and 5 ppm (120 minutes) concentrations.

Chromatin bridges, the most significant aberrations during anaphase were uniformly observed at all durations in 2 and 5 ppm. At higher doses, they were altogether unnoticed (Pl. 3D). Lagging chromosomes (laggards) could be seen only in 2 ppm (60 and 90 minutes) while higher doses do not exhibit any laggard. Polarity abolition and precocious separation were randomly seen in 2, 5 and 10 ppm but their frequency was very low. In some cells, polyploidy or chromosome duplication was observed rather than the proper anaphasic movement. Disturbed metabolism of spindle formation results into the duplicated chromosome number in 2 ppm (60, 90 and 120 minutes) and rarely in 10 ppm (60 minutes). The exact nature of polyploidy is to be explored.

C. ***Tolypella intricata*** f. ***prolifera*** (Ziz. ex A. Br.) Leonh.

Tolypella is an interesting genus from cytotaxonomic and phylogenetic view point. Until recently, it was an unknown genus for republic of India, however ALLEN (1925) and GROVES (1924) reported a few species of *Tolypella* (cf. PAL et al., 1962) from Gangetic plains and Western Himalayas, long before India's independence. In the current years BHATNAGAR (1983), BHATNAGAR and JOHRI (1986) investigated in three species of *Tolypella* namely *T. nidifica* var. *glomerata*, *T. intricata* and *T. intricata* f. *prolifera* from Indian subcontinent. Chromosome number in all the three forms was $n = 11$.

Tolypella, phylogenetically stands in-between the tribes *Chareae* and *Nitelleae* but previously, it was included in the tribe *Nitelleae* by WOOD and IMAHORI (1965) and many of the authors. Its phylogeny and evolutionary status is debatable and has never been investigated in light of its chromosome susceptibility towards chemicals. Present investigations on *Tolypella prolifera* have been intended to explore their response towards mutagens which will place a milestone in deciding interrelationships to some extent. Experimental plant shows spherical nucleus, 12.7-13.8 μm in diameter with 2 chromocentres. Nucleoli are 1.2-1.7 μm in diameter. Chromosomes measure 1.67-2.8 μm long and 1.4 μm wide showing 3 metacentric, 6 submetacentric, no subtelocentric and 2 telocentric positions. Chlorflurenol beyond 15 ppm was lethal like other taxa. Following are the details of chromosomal aberrations as induced by chlorflurenol.

Cytological aberrations observed in *Tolypella prolifera* were clarity and chromatin material, dumb-bell shaped cells, mitotic inhibition, nuclear erosion, pycnotic nuclei, chromosome clumping, micronuclei, scattered metaphase, chromosome forward, rings, chromatid separation, chromosome condensation, chromatin bridge, polarity abolition, spindle furcation, laggards, chromosome breakage, and precocious separation (Pl. 4E).

Clarity of chromatin material was regularly observed in all the concentrations (Pl. 4) while dumb-bell shaped cells could be seen in 15 ppm (90 and 120 minutes). Mitotic inhibition could be adjudged in 2, 5 and 15 ppm, but it was not very pronounced. In 15 and 10 ppm concentrations nuclear erosion was seen which indicate «disintegrating influence» of chlorflurenol. Pycnotic nuclei (10 ppm for 120 minutes, 15 ppm for 90 minutes) indicate lethal indulgence of the chemical and have been observed in higher concentrations.

During prophase, chemical entered to cause chromosome clumping and formation of micronuclei. Clumping was a regular feature in all concentrations except 2 ppm but its highest degree was recorded in 15 ppm (90 minutes). Micronuclei formation, though not continuous in all durations, was found to exhibit nuclear fragmentation. The number of micronuclei was highly variable. Their frequency increased with an increase in concentration upto 10 ppm.

Scattered metaphase and chromosome forward were the most significant effects of chlorflurenol in all concentrations. Scattered metaphase was best seen in 2 ppm (90 minutes and 60 minutes) and 5 ppm (60 minutes) which goes on deteriorating with an increase in concentration. Frequency of chromosome forward was highest in 5 ppm (60 minutes) and 2 ppm (120 minutes). Another aberrations are chromosome rings which are quite frequent in 2, 5 & 10 ppm. Rings were constituted of 1 or 2 chromosomes usually. More rings were seen in 2 ppm (120 minutes).

Chromatid separation and chromosome condensation were found in all concentrations other than 15 ppm. Chromatid separation was quite significant in 2 and 5 ppm. Condensation of appreciably large chromosomes was noticed in 2 ppm (90 & 120 minutes), 5 ppm (60 minutes) and 10 ppm (30 & 60 minutes). Heterogenous staining was seen casually in 2 ppm (90 minutes).

Anaphase is the most affected stage of mitosis producing chromatin bridge and laggards uniformly in all concentrations. Chromatin bridges were however absent in 2 ppm while their highest frequency was observed in 10 ppm (30 & 60 minutes). Polarity abolition was predominantly found in all concentrations except in 10 ppm and spindle furcation could not be noticed in 5 ppm. Both these aberrations were characterised by the non-polar movement and more than 2 groups of chromosomes at anaphase. Lagging chromosomes, found in all concentrations are the result of breakage and formation of acentric chromosomes. Much laggards were seen in 10 ppm (60 minutes). Chromosome breakage at anaphase and rarely at metaphase was frequently observed in 2, 5 & 10 ppm but its highest degree was recorded in 2 ppm (60 minutes). However, no breakage could be seen in 15 ppm. Precocious separation was casually seen in 5 ppm (30 minutes) however, in other concentrations it could not be noticed.

DISCUSSIONS

Chlorflurenol was used as a synthetic bioregulant to study its influence on plant morphogenesis but the radiomimetic properties of this chemical could

be explored recently by BISARIA and BISARIA Jr. (1977) in the root apices of *Allium cepa*. They confirmed its karyological effects like mitotic inhibition and polarity abolition as already described by DENFFER et al. (1969), RINGE and DENFFER (1967), SCHNEIDER (1970, 1972), TREICHEL (1971), BOPP (1972), TOGNONI and ALPI (1969), KALDEWEY (1973) and ZIEGLER (1970).

The influences of chlorflurenol in nuclear and chromosomal metabolism of Cryptogams have never been studied. BHATNAGAR (1981), for the first time investigated on the mutagenic efficacies of this chemical on a few charophyte genera thus opening it for further investigation among Charophytes. Present investigations are in continuation with our previous attempts and have been carried out in 3 diverse taxa of division Charophyta.

During present studies, lethal effects of chlorflurenol at higher doses can be visualized by the occurrence of chromosome clumping, micronuclei, trinucleate cells, dumb-bell shaped cells, and pycnotic nuclei which finally terminate into death of the cells. Some aberrations like scattered metaphase, chromatid separation, spindle furcation, precocious separation indicate the impact of chlorflurenol on the formation and metabolism of spindles as referred earlier by BISARIA and BISARIA Jr. (1977). A viscosity balance between cytoplasm and microtubules which is responsible for spindle formation, suffers drastic changes and produces aberrations by chlorflurenol. This behaviour is similar to that of colchicine and results into the chromosome duplication as observed in *Nitella mirabilis* (Table II and Pl. 3B). It can be established, therefore, that chlorflurenol can induce polyploidy in plants at lower doses, like colchicine.

Condensation of chromosomes and chromatid separation can be best used in karyotypic analysis in ascertaining the position of centromeres, particularly in *Chara contraria*, which possess sticky and unseparable chromosomes. Low doses of chlorflurenol are more effective (Table I) and can be used successfully as pretreating agent in chromosome analysis.

Besides this, the mutagenic activities of chlorflurenol can be assessed by the formation of chromosome rings, breakage, laggards and chromatin bridges in all the three forms under investigation (Tables I, II and III). These mutations can be applicable equally well in higher plants for improving their varieties in various ways. But simultaneously in Charophytes, morphological diversities may be caused by these chromosomal changes and this diversity is the root cause of uneven speciation by WOOD and IMAHORI (1965).

Investigations made with *Chara contraria*, *Nitella mirabilis* and *Tolypella prolifera* as described earlier bring us to the following conclusions regarding their phylogeny and interrelationships. The corticated forms of *Chara contraria* are more resistant as compared to ecorticated forms of *Nitella* and *Tolypella* which can be witnessed by survival of the former in higher concentrations of chlorflurenol and production of more aberrations (Table I, Fig. 1). It indicates an advancement of corticated forms of *Chara* over ecorticated forms of *Nitella* and *Tolypella* on the basis of chromosome behaviour and their degree of susceptibility towards chemicals. Another important conclusion of this study is

the close affinity of *Tolypella* and *Nitella* as recognized by all charologists. The position of *Tolypella* in between the tribes *Chareae* and *Nitelleae* (BHATNAGAR, 1983) is strongly supported owing to the coinciding degrees of chromosomal susceptibilities. However, the establishment of a new tribe for *Tolypella* is untimely and a risk to complicate the very intricate taxonomy of Charophytes. These studies are of course scares and need much experimental verifications.

ACKNOWLEDGEMENTS

Our sincere gratitudes are due to Dr. Micheline Guerlesquin, IRFA, UCO, Angers (France) for critically going through the manuscript and providing her expertise. Financial support by UGC, New Delhi in the form of research project to senior author is gratefully acknowledged.

REFERENCES CITED

BHATNAGAR S.K., 1981 — *Cytotaxonomy of Charophytes of Rohilkhand division and effect of different chemicals on selected taxa.* Ph. D. Thesis, Rohilkhand University, Bareilly.

BHATNAGAR S.K., 1983 — The concept of basic chromosome numbers in Charophyta - A Review. *Cryptogamie, Algologie* 4 : 111-116.

BHATNAGAR S.K. and GANGWAR L.P., 1985 — On *Tolypella intricata* (Trent. ex Roth.) Leonh. em. R.D.W., Characeae, from Indian subcontinent - a karyomorphological approach. *Cryptogamie, Algologie* 6 : 185-190.

BHATNAGAR S.K. and JOHRI, MEENAKSHI, 1986 — The genus *Tolypella* (Div. Charophyta) from Indian subcontinent - A cytotaxonomic approach. *Cytologia (Japan)* : Vol. 51. In press.

BHATNAGAR S.K. and RAMJEE, 1978 — Karyomorphological studies of *Tolypella glomerata* from India. Proc. 3rd All India Cong. Cytol. Genet. (Hissar) Abstr. p. 28.

BISARIA A.K. and BISARIA A.K. (Jr.), 1977 - Radiomimetic efficacies of chlorflurenol in root apices of onion (*Allium cepa* L.). *Bangladesh J. Bot.* 6 (182) : 43-50.

BOPP M., 1972 — On the effect of morphactins. *In* KALDEWEY H. and VANDAR Y. Eds, Hormonal regulation in plant growth and development. *Proc. Adv. study Inst. Izmir 1971* : 333-348. Verlag Chemie, Weiham.

* DENFFER D. von, TRICKE G. and RINGE F., 1969 — Durch 2-chlor-9-hydroxy-fluorencarbonsäure-(9) hervorgerufene morphogenetische effekte bei *Stypocaulon scoparium, Begonia richmondensis* und Wurzelspitzen von *Allium cepa. Deutsche Bot. Gesch. Vorträge Gesamtgeb. Bot.*, N. F., 3 : 61-68.

GODWARD M.B.E., 1948 — The iron alum acetocarmine method for Algae. *Nature* 161 : 203.

KALDEWEY H., 1973 — Transport and metabolism of indole acetic acid as influenced by morphactins. Third Symp. on Accum. Trans. of Nutrients and Regulators in Plant organism (Abstr.). 35-36, Poland.

PAL B.P., KUNDU B.C., SUNDARALINGAM V.S. and VENKATARAMAN G.S., 1962 —

Charophyta. I.C.A.R. monographs on Algae, New Delhi, 130 p.

RAMJEE and BHATNAGAR S.K., 1978 — Studies on Charophytes of Rohilkhand division 1 - Moradabad. Taxonomic enumeration and chromosome counts. *Phykos* 17 (182) : 87-93.

*RINGE F. and DENFFER D. von, 1967 — Zur Kenntnis der Wirksamkeit von 2-chlor-9-Flurenol-9-carbonsäure bei *Begonia semperflorens gracilis* und *Allium cepa. Wiss. Z. Univ. Rostock, Reihe. Math.* 16 (4/5) : 693-697.

SANKHLA N., 1971 — *Morphological, physiological and biochemical studies on arid zone plants. A comparative study of effect of bioregulants on growth of some desert plants as well as other plants.* D. Sc. Thesis, Jodhpur University, India.

SANKHLA N., BOHRA S.P., VYAS P. and SANKHLA D., 1975 — Morphactins and plant morphogenesis. *In* : MOHAN RAM H.Y., SHAH J.J. and SHAH C.K. (Eds), *Form, Structure and Function in plants. Pp. 253-264.* Sarita Pub., Meerut, India.

* SCHNEIDER G., 1964 — Eine neue Gruppe von synthetischen Pflanzen - Wachstumsregulatoren. *Naturwissenschaften* 51 : 416-417.

* SCHNEIDER G., 1965 — Zur Wirkung von Morphaktinen und Gibberellinsäure auf die Sprossentwicklung von Blütenpflanzen. *Ber. Deutsche Bot. Ges.* 78 (11) : 143-144.

* SCHNEIDER G., 1969 — Morphaktine, Wirkung auf Entwicklung und Wachstum von höheren Pflanzen. *Deutsche Bot. Ges., Vorträge Gesamtgeb. Bot.*, N.F. 3 : 19-42.

SCHNEIDER G., 1970 — Morphactins : Physiology and performance. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 21 : 499-536.

SCHNEIDER G., 1972 — Morphactins and plant growth regulation. *In* : KALDEWEY H. and VARDAR Y. (Eds), Hormonal regulation in plant growth and development. *Proc. Adv. Study Inst. Izmir. 1971*, pp. 317-331. Verlag Chemie, Weinheim.

TOGNONI F. and ALPI A., 1969 — Morphactins, auxin transports and apical dominance in *Pisum sativum. Deutsche Bot. Ges., Vorträge Gesam. Bot.*, N.F. 3 : 53-60.

*TREICHEL S., 1971 — *Über Umsetzungen und Wirkungen von Morphactinen in hoheren Pflanzen.* Ph. D. Thesis, Technical Univ., Darmstadt, Germany.

WOOD R.D. and IMAHORI K., 1965 — *A revision of the Characeae.* Monograph and Iconograph, Verlag von. J. Cramer, Weinheim, West Germany.

ZEIGLER H., 1970 — Morphactins. *Endeavour* 29 : 112-116.

* Not consulted in original.

TABLE DU TOME 8

Commission paritaire 16-1-1986 - N° 60590
Dépôt légal n° 13586 - Imprimerie de Montligeon
Sortie des presses le 27 novembre 1987
Imprimé en France
Éditeur : A.D.A.C. (Association des Amis des Cryptogames)
Président : A. Couté; Secrétaire : D. Lamy
Trésorier : R. Baudoin; Directeur de la publication : H. Causse